ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

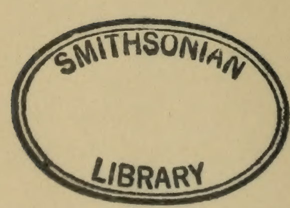
M. A. MILNE-EDWARDS

TOME XI



PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRIE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1891


SMITHSONIAN
LIBRARY

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DE L'ANATOMIE COMPARÉE
DES RÉSERVOIRS AÉRIENS D'ORIGINE PULMONAIRE
CHEZ LES OISEAUX

Par **GEORGES ROCHÉ.**

INTRODUCTION.

Annexé à l'appareil pulmonaire de l'oiseau, on trouve un système de vastes poches — situées dans toutes les régions du corps — en libre communication avec l'air ambiant. Ce sont les *Réservoirs aériens* qui sont constitués par une membrane celluleuse mince dans laquelle courent de *rares vaisseaux d'origine aortique, retournant à la veine cave.* Tapissés intérieurement par un revêtement épithélial analogue à celui des bronches, ils dérivent embryonnairement des diverticules pulmonaires primitifs, et, chez l'adulte, sont mis en communication avec le milieu extérieur par des troncs bronchiques qui, traversant le poumon, sans se ramifier, dans toute son épaisseur, viennent s'ouvrir dans ces sacs. Ils affectent, du reste, une allure interstitielle, peuvent toujours être isolés ou disséqués des organes avec lesquels ils sont en rapports, et paraissent occuper toute la place qu'ils peuvent trouver, se glissant dans les fentes, les anfractuosités qu'ils rencontrent. Ce ne sont cependant pas, simplement,

des lacunes interorganiques aérifères, mais bien des organes définis, présentant des modifications spéciales suivant la parenté ou les conditions biologiques des êtres. Au nombre de neuf, généralement, on les a dénommés suivant les positions qu'ils occupent à l'intérieur de l'animal : *Thoracique* ou *Claviculaire*, *Cervicaux*, *Diaphragmatiques* (antérieurs et postérieurs), *Abdominaux*. Certains présentent des diverticules qui, sortant de la cage osseuse de l'animal, viennent s'épanouir sous les muscles locomoteurs, autour des articulations de l'épaule, de la hanche, sous les muscles de la face postérieure du cou. Enfin ces diverticules ou ces sacs eux-mêmes sont mis en communication soit avec les cavités de certains os longs (creux chez l'oiseau), soit avec la cavité vertébrale, soit avec le parenchyme lacuneux de beaucoup d'os plats, soit avec les mailles ou les poches du tissu conjonctif sous-cutané qui devient alors aérifère. Ainsi l'oiseau se trouve complètement baigné par l'air extérieurement et intérieurement, air renouvelable par les mouvements respiratoires de l'individu.

Bien que variables dans le nombre, la forme et les rapports, ces *réservoirs aériens* existent chez tous les oiseaux, qu'ils soient *Carinates* ou *Ratites*, nageurs ou marcheurs, bons ou mauvais voiliers, sauvages ou domestiqués.

Un certain nombre d'anatomistes se sont occupés jusqu'ici de ces organes ; mais bien que tous leurs mémoires aient un caractère de généralité, leurs investigations n'ont porté, en réalité, que sur un nombre fort restreint de types. Il en résulte que quoique l'on connaisse assez bien l'anatomie descriptive de l'appareil aérifère, l'anatomie comparée en est à peu près inconnue. Et cependant il était de haut intérêt d'éclaircir ce point de l'histoire des sacs aériens avant d'en étudier la physiologie, qui ne saurait opérer sur des organes incomplètement connus dans leurs modifications et leurs rapports. Malheureusement, les difficultés pratiques considérables que les auteurs ont rencontrées dans leurs recherches les ont arrêtés. J'ai donc voulu reprendre

cette question avec une technique telle que je puisse comparer les volumes des sacs entre eux, et juger des variations anatomiques de ces réservoirs chez les divers oiseaux.

Au cours de ce travail il m'a été permis de m'occuper du sujet toujours litigieux, en dépit d'excellents travaux, de la pneumatisation sous-cutanée. Enfin, je crois avoir apporté à la Physiologie expérimentale l'appoint d'observations précises sur lesquelles elle se pourra baser dans l'avenir.

J'ai divisé en plusieurs parties cette étude de l'appareil aérifère des oiseaux examiné sur un grand nombre de types de tous les groupes ornithologiques.

J'exposerai d'abord d'une façon rapide l'*Historique général* de la question, me réservant de revenir sur chacun de ses points au cours de l'exposé de ces recherches. Puis j'indiquerai *la technique* que j'ai cru devoir employer dans mes investigations. Alors je reprendrai l'*exposition de l'Anatomie descriptive des organes aérifères*, dans laquelle j'aurai l'occasion de signaler quelques dissemblances avec les descriptions admises jusqu'à ce jour. Cette exposition m'amènera à examiner les *Variations générales de nombre*, *de volumes et de position des sacs aériens*, puis le fait de *la pneumatisation sous-cutanée et intermusculaire*. J'insisterai ensuite longuement *sur les Variations de Volumes et de Rapports des Réservoirs aérifères suivant les groupes ornithologiques et sur les Variations de la pneumaticité suivant les Individus*. Enfin, je terminerai par les quelques *considérations physiologiques* auxquelles m'a amené cette étude et qui diffèrent sensiblement des idées reçues jusqu'à ce jour.

C'est au laboratoire de Zoologie anatomique de l'École pratique des hautes études que j'ai poursuivi ces recherches et c'est grâce à la direction aussi bienveillante qu'éclairée de mon éminent maître M. le professeur A. Milne-Edwards que j'ai pu me livrer à des investigations qui, souvent, ne laissaient pas que d'être difficultueuses; qu'il me permette donc de lui adresser l'assurance de ma reconnaissance affectueusement respectueuse.

Je remercie bien sincèrement, aussi, M. le D[r] Filhol des excellents conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer; M. le D[r] Oustalet, de l'amabilité avec laquelle il m'a prêté l'appui de sa haute compétence pour la détermination des espèces zoologiques, souvent fort rares, que j'ai eues à ma disposition; M. le D[r] Viallanes des soins qu'il a bien voulu me donner; M. le D[r] E.-L. Bouvier et M. le D[r] Cazin de la complaisance avec laquelle ils ont voulu me faire profiter de leur expérience au cours de mon travail.

Je veux également remercier M. Geoffroy Saint-Hilaire, directeur du Jardin d'Acclimatation, de l'affabilité avec laquelle il a mis à ma disposition de nombreux et intéressants oiseaux; enfin j'adresse à M. Hippolyte Noël, l'excellent artiste, dessinateur au laboratoire, l'expression de ma bien sincère gratitude pour le dévouement avec lequel il a bien voulu corriger mes dessins.

HISTORIQUE.

Depuis l'époque où Coiter (1573) signala les différences qu'il venait de reconnaître entre l'appareil respiratoire des Oiseaux et celui des Mammifères, de nombreux et savants travaux ont été publiés sur le même sujet (1). La description que cet anatomiste donnait du poumon des Oiseaux et de ses annexes, encore qu'assez peu claire, ne laissait cependant aucun doute sur la découverte qu'il avait faite des vésicules aérifères. Plus tard, Harvey (1651) décrivit les réservoirs aériens, les deux diaphragmes et se livra même à quelques conjectures sur la physiologie de ces organes, leur attribuant le rôle qu'on ne leur a plus contesté, d'être les agents principaux de la ventilation pulmonaire (2). Bien plus, il compara le système vésiculo-pulmonaire des Oiseaux à l'appareil respiratoire des Reptiles. Le sujet se trouva ainsi suffisamment éclairé par ce savant maître pour servir aux

(1) Coiter, *Externarum et internarum principalium humani corporis partium tabulæ*, Nuremberg, 1623, p. 13.
(2) Harvey, *Exercitationes de generatione animalium* (Amst., 1651).

recherches scientifiques. Les travaux d'Harvey furent confirmés par ceux de Perrault (1666) qui étudia les réservoirs aérifères sur plusieurs Oiseaux de la ménagerie de Versailles (1). Tels qu'il comprenait les rapports de ces organes, la description que Perrault en a donnée ne laissa pas que de présenter de nombreuses et regrettables lacunes. C'est ainsi qu'il ignora l'existence des réservoirs cervicaux et ne saisit pas exactement les relations des autres sacs aériens entre eux; mais il décrivit, d'une façon assez nette, les cellules diaphragmatiques et abdominales. Enfin, le premier, il signala un antagonisme entre les vésicules moyennes et postérieures, aux différents temps de l'acte respiratoire; antagonisme qui devait plus tard servir de base à la théorie du fonctionnement du poumon des oiseaux.

Méry (1672) nota, quelques années après (2), l'aération sous-cutanée du Pélican; plus tard encore, Pierre Camper (1773) s'occupa de la pneumaticité squelettique (3); puis vint Hunter (1774) qui reprit le sujet dans son ensemble, le remania, décrivit le sac claviculaire, indiqua les sacs cervicaux, détermina le fait de la pneumatisation osseuse et sous-cutanée et se posa nettement la question des usages de ces réservoirs aériens (4).

Bien que, à juste titre, un certain nombre de ses vues physiologiques soient abandonnées, à l'heure actuelle, il n'en reste pas moins quelques données d'une heureuse conception et que confirment les recherches modernes, particulièrement ses aperçus sur l'influence de l'appareil pneumatique dans l'effort.

Merrem (1783) fut le continuateur de l'œuvre d'Harvey et

(1) Perrault, *Mémoires de l'Acad. des sc.*, t. III, 2e partie, p. 165.

(2) Méry, *Hist. de l'Acad. d. sc.*, t. I, p. 151.

(3) Camper, *Mémoires sur la structure des os dans les oiseaux* (*Acad. d. sc., Mém. des soc. étrang.* pour 1772, Paris, 1776, t. VIII, p. 328).

(4) J. Hunter, *An Account of certains receptacles of air in birds, wich communicate with the lungs and are lodged both among the fleshy parts and the hollow bones of those animals* (*Philosoph. Transact.*, 1774, t. LXIV).

de Hunter et résuma habilement leurs travaux (1) en les éclairant.

Mais ce fut Michel Girardi (1784) qui décrivit le premier la nature, le trajet et la forme des diverticules sacculaires (2).

C'est là que prend fin ce que je pourrais appeler la première période de l'histoire de la découverte du système vésiculo-pulmonaire chez les Oiseaux.

Ainsi, après qu'ils furent signalés pour la première fois, deux siècles s'écoulèrent avant que l'on connût d'une façon à peu près exacte les rapports généraux des Réservoirs aériens avec le poumon et les organes splanchniques ou moteurs. Néanmoins, à la fin du dix-huitième siècle, après les intéressants travaux de Michel Girardi on savait que certaines bronches, traversant le poumon dans toute son épaisseur, s'ouvraient en de larges vésicules aérifères interorganiques. On savait aussi que quelques évaginations pneumatiques sortant de la cage osseuse venaient s'épanouir sous les muscles locomoteurs, s'abouchaient même avec des lacunes intra-osseuses chez beaucoup d'oiseaux et avec des lacunes sous-cutanées du tissu conjonctif chez le Pélican.

Depuis cette époque jusqu'en 1847, où parut le très bon mémoire de M. le professeur Sappey (3), sur l'appareil respiratoire des Oiseaux, les auteurs qui traitèrent des sacs aériens n'y apportèrent que l'appoint de nombreux détails de structure et de rapports, sans débarrasser le sujet de la terminologie compliquée qu'avaient adoptée les anciens maîtres dans les dénominations sacculaires. Il faut même l'avouer, quelques-uns embrouillèrent singulièrement la question par des conceptions plus ou moins originales tant sur les rapports généraux que sur la physiologie de ces organes

(1) Merrem, *Ueber die Luftwerkzeuge der Vögel* (*Samlung vermischter Abhandlungen zur Aufklärung der Zoologie*, Berlin, 1784, p. 323-332).

(2) Girardi, *Saggo di osservazioni anatomische intorno agli organi delle respirazione degli uccelli* (*Memoria di mathematica e fisica della Societa Italiana*, Verona, 1784, t. II, part. 2, p. 732).

(3) Sappey, *Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux*, Paris, 1847.

et arrêtèrent ainsi l'évolution des recherches sur un sujet qui était cependant élucidé.

Il convient pourtant de rappeler qu'Albers (1) et Vrolik (2) reprirent, en les confirmant, les investigations d'Hunter et que Schneider (3) et Nitzsch (4) firent d'heureuses observations sur la pneumatisation sous-cutanée.

Les leçons de Cuvier (5) — sur lesquelles je reviendrai dans la suite de ce travail — ayant singulièrement obscurci la question de la pneumaticité des oiseaux furent heureusement suivies des bons travaux de Colas (1825) (6) et de Jacquemin (7) en 1836 qui rétablirent en partie les données que l'on possédait après Girardi, en les augmentant de nombreux détails anatomiques, mais en rejetant comme faux le fait de la pneumatisation sous-cutanée.

Ce fut Richard Owen qui reprit ce dernier côté de la question et qui l'étudia d'une façon sérieuse chez le Fou de Bassan et le Calao rhinoceros (8), tout en donnant aussi une bonne monographie de l'appareil vésiculo-pulmonaire.

Plus tard, Prechtl (9) fit remarquer que les leviers thoraciques sont plus petits chez les oiseaux voiliers que chez les nageurs. Enfin, parurent presque en même temps les mémoires de Natalis Guillot (10) et de Sappey.

Le travail de ce dernier auteur résuma parfaitement toute la question. Avec une méthode d'une rigueur et d'une pré-

(1) J.-A. Albers, *Versuche über das ethemhohlen der Vögel* (*Beitr. zur Anat. und Phys. der Thiere*, Bremen, 1802, p. 107).

(2) Vrolik, *Camper's und Hunter's Gedunkung über den Nutzen der Rörhen, Knochen bei Vögeln* (*Reil's Arch.*, t. VII, p. 468).

(3) Schneider, *Vermischte Abhandl.*, Berlin, 1804, p. 137-160.

(4) Nitzsch, *Osteografische Beitr. zur Naturgesch. der Vögel*, Leipzig, 1811.

(5) Cuvier, *Anatomie comparée*. 1805, 1re édit., t. IV, p. 327 et suivantes.

(6) Colas, *Essai sur l'organisation du poumon des Oiseaux* (*Journal complém. du Diction. des sc. médic.*, 1825, t. XXIII, p. 97 et 290).

(7) Jacquemin, *Mémoire sur la pneumaticité des Oiseaux*, p. 285 à 338, 3 pl. in *Nova Acta Leop. Carol. Nat. Cur.*, t. XIX, p. 2, 1842.

(8) Owen, *Proceedings of Zool. Society* (part. I, 1830-31). *On the Anatomy of the Concave hornbill*, 1835. *Transact. of Zool. soc. of Lond.*, I, p. 117.

(9) Prechtl, *Untersuchungen über den Vögel*. Vien., 1846.

(10) Natalis Guillot, *Mémoire sur l'appar. respirat. des Oiseaux* (*Ann. des sc. nat.*, 1846, 2e série, t. V, p. 25).

cision exemplaire, il étudia, pièce à pièce, l'anatomie de l'appareil aérifère des oiseaux, dans le canard domestique qu'il prit pour type ; il exposa nettement les rapports des sacs aériens avec les diaphragmes, qu'il décrivit exactement, l'absence de plèvre autour du poumon et la sphère d'aération des vésicules aérifères.

Il montra aussi que celles-ci ne pouvaient servir à l'hématose, comme l'avaient cru certains auteurs anciens, et essaya d'en établir la physiologie. Si les vues de l'auteur n'ont pas toujours été absolument justes, il n'en demeure pas moins avéré que son œuvre méthodique remit la question sur son véritable terrain scientifique, la débarrassa de la terminologie malheureuse qui en obscurcissait l'exposé et donna à chacun des réservoirs aériens sa véritable importance anatomique.

N. Guillot arriva à des conclusions analogues à celles de Sappey par un chemin différent (ayant étudié le Coq domestique). Il exposa pourtant ses résultats avec une netteté beaucoup moins grande dans un mémoire obscur en plusieurs points. Il eut, cependant, quelques idées neuves, dont il ne tira malheureusement qu'un faible parti et qu'il ne pouvait mener à bonne fin. Je veux parler de quelques mensurations volumétriques qu'il tenta sur plusieurs Oiseaux. Bien qu'il fût intéressant d'établir les variations de volume des sacs aériens suivant les êtres, il était assez illogique de calculer ces volumes sur des organes insufflés et de forme si irrégulière qu'ils échappaient aux mensurations du compas. On peut, aussi, lui reprocher comme à Sappey de s'être refusé à admettre la valeur des recherches de Richard Owen, dont cependant les assertions méritaient une considération sérieuse, et de méconnaître le fait de la pneumatisation sous-cutanée.

Et c'est ainsi que, bien qu'à dater du mémoire de Sappey on pût considérer la question comme élucidée d'une façon générale, il demeura encore un certain nombre de points litigieux.

Ce fut M. le professeur A. Milne-Edwards, qui démontra

enfin d'une façon préremptoire la présence de l'air dans les lacunes du tissu conjonctif sous-cutané chez le Pélican, le Kamichi, le Calao, etc. (1). Avec une précision indiscutable, il put même établir le volume de cet air ainsi emmagasiné chez le Pélican et le Fou de Bassan. Il confirma donc les assertions d'Owen d'une façon absolument irréfutable.

Plus tard, un certain nombre d'auteurs s'occupèrent encore de l'anatomie des sacs aériens, arrivant en somme à des conclusions peu différentes de celles de Sappey. Campana (1873) étudia l'appareil aérifère du Poulet au point de vue anatomique et physiologique. Rempli d'excellentes observations, fruit de patientes et laborieuses recherches, le mémoire de Campana ne laisse cependant pas de présenter une grande obscurité d'exposition (2). Quoi qu'il en soit, on y découvre un certain nombre d'idées heureuses.

L'auteur essaya de pratiquer des injections de l'appareil pneumatique de l'oiseau, et bien que sa technique fût fort peu parfaite, elle lui permit de se rendre un compte plus exact des rapports de cet appareil que ne l'avaient pu faire les auteurs précédents. C'est ainsi que Campana signala et décrivit chez le Poulet un *diverticule sterno-cardiaque* du sac claviculaire, un *diverticule postcardiaque* du même réservoir et qu'il décrivit avec un soin minutieux et un luxe de détails inutile les rapports des prolongements cervicaux et des vésicules aériennes. Du reste, il n'admit pas l'existence du diaphragme, étant préoccupé constamment de déterminer des différences phylogénétiques entre les Oiseaux et les Mammifères.

Il eut aussi l'idée d'établir le volume de l'air occupé à l'intérieur de l'oiseau et de faire le tableau de la répartition de cet air entre les différents sacs. Malheureusement, ici, les procédés mis en œuvre pour arriver à ces fins furent très

(1) Alph. Milne-Edwards (1865), *Observations sur l'appareil respiratoire de quelques oiseaux* (*Ann. d. sc. nat.*, III). — (1867), *Note additionnelle sur l'appar. resp. de quelques oiseaux* (*Ann. des sc. nat.*, VII, p. 12). — (1884), *Sur les sacs respiratoires du Buceros rhinoceros* (*Compt. rend.*, 1884).

(2) Campana, *Physiologie de l'appareil respiratoire des oiseaux*, Paris, 1875.

défectueux et l'auteur lui-même n'accorda à ses résultats qu'une mince valeur.

C'est ainsi qu'après avoir tué une poule par asphyxie en lui comprimant la trachée, il aspira l'air de l'appareil vésiculaire et le mesura. — Or quand on connaît la minceur et l'élasticité des parois bronchiques et pulmonaires, on comprend facilement qu'il est impossible de faire le vide dans les organes aérifères. — Après avoir ainsi établi, *grosso modo*, le volume total de l'air vésiculo-pulmonaire, Campana pratiqua une injection résineuse de cet appareil pneumatique respiratoire, et sans être assuré en quoi que ce soit de la répartition proportionnelle de la masse injectée dans les différents réservoirs, il en tira des comparaisons volumétriques, par la mesure densimétrique de chaque sac. On ne peut, logiquement, tenir bien grand compte de ses résultats.

Au point de vue physiologique, il nia toute influence de l'appareil pneumatique sur la facilité et la puissance du vol. Il nia de même l'influence de la pneumatisation squelettique sur la force des leviers alaires et sur la résistance de la cage osseuse.

Néanmoins, son travail vise à une très grande précision expérimentale et je dois dire que si l'auteur n'a pas toujours été heureux dans ses déductions, il n'en a pas moins fait faire un grand pas à l'histoire des sacs aériens dont la description, bien que particulière (n'ayant en vue que le poulet) n'avait jamais été donnée, avant lui, d'une façon aussi précise.

Je dois rappeler aussi que, le premier, il signala la communication entre le sac claviculaire et les sacs diaphragmatiques antérieurs à leur origine pulmonaire (1).

Hans Strasser, en analysant le mémoire de Campana, fit justement remarquer que cet auteur a eu le tort d'appliquer le cas particulier du poulet aux autres oiseaux, aussi bien pour la respiration au repos que pendant le vol élevé (2).

(1) Campana, *loc. cit.*, p. 62.
(2) Hans Strasser, *Ueber die Luftsäcke der Vögel*, Leipzig, 1877, p. 206.

Strasser ne se borna pas non plus, comme ses prédécesseurs, à l'examen de quelques individus seulement, mais examina un plus grand nombre de types et se livra à quelques considérations très savantes sur les usages des sacs aériens.

C'est ainsi qu'il lui parut, entre autres choses, que leur seul but n'était pas de servir uniquement à la fonction respiratoire et que l'extension diverticulaire ou sus-cutanée de l'appareil aérien devait répondre à un usage déterminé.

Il admit que les diverticules articulaires facilitaient le jeu des leviers, nota le développement relativement moindre de la musculature des oiseaux bons volateurs comparativement à celle des mauvais volateurs. Dans son intéressant mémoire, il rappela aussi que la facilité du vol n'est pas toujours en rapport avec la pneumaticité squelettique ; bien qu'il reconnût que la diminution de poids amenée par la pneumatisation de l'humérus pût faciliter le jeu alaire.

Ce fut là en somme un premier et bon travail d'ensemble essayé sur l'appareil aérifère des oiseaux.

M. le professeur Félix Plateau, de Gand, a été vivement préoccupé, lui aussi, de l'insuffisance des préparations de sacs aériens non vidés préalablement du gaz qu'ils contiennent. En 1880 il essaya donc une méthode qui permît d'injecter complètement l'appareil vésiculo-pulmonaire et que j'ai appliqnée, mieux vaut le dire de suite, sans grand succès. Cependant, je tiens à exposer complètement le procédé du savant anatomiste.

« Voici comment il faut opérer, dit-il, pour réussir complètement et à coup sûr : l'animal tué par le chloroforme ou la vapeur d'éther est couché immédiatement sur le dos ; on met à nu l'humérus d'une des ailes, on le scie en travers et, par l'intermédiaire d'un tube en caoutchouc, on relie le moignon adhérent au corps, à un tube en verre vertical et ouvert d'environ 50 centimètres de long.

« Ceci fait, on injecte lentement par la trachée une solution chaude de gélatine colorée. Le corps de l'oiseau gonfle ; bientôt on voit le liquide coloré pénétrer dans le tube ma-

nométrique vertical, signe certain que tout l'ensemble des poches aériennes est bien rempli. On continue cependant à injecter jusqu'à ce que la colonne liquide atteigne à peu près le haut du tube. On ferme ensuite la trachée par un moyen quelconque et on plonge l'animal toujours relié au tube de verre dans un baquet plein d'eau jusqu'à refroidissement total. »

Et l'auteur ajoute :

« Grâce au tube communiquant avec l'humérus pneumatisé, l'air sort des organes respiratoires au fur et à mesure que pénètre le liquide et ne forme jamais de coussins nulle part. Comme le tube est vertical l'injection ne s'étale pas et se refroidit sous une certaine pression. Enfin, comme le tube n'a pas plus de 50 centimètres de longueur, la tension à l'intérieur des poches, même pendant qu'on injecte, est trop faible pour amener des ruptures, jamais il n'y a d'extravasation (1)... »

Enfin le savant professeur conclut en disant qu'il a ainsi obtenu de « magnifiques préparations ».

Je dois avouer que je n'ai pas été très heureux dans les opérations que j'ai tentées avec la méthode de M. le professeur Plateau. Du reste, il me faut dire également que, bien que je doive peut-être faire porter le poids de mes insuccès à quelque inhabileté opératoire de ma part, il me paraît peu logique toutefois de chasser l'air *en totalité* de l'appareil vésiculo-pulmonaire par la seule ouverture humérale. De prime abord on doit se demander comment il est possible de chasser l'air des vésicules diaphragmatiques ou abdominales — *qui ne communiquent pas avec le sac claviculaire* — par une ouverture faite à ce sac claviculaire. Enfin, pour tout dire, il paraît également illogique de mouler entièrement ce sac claviculaire, lui-même, en ménageant la sortie de l'air de son intérieur par une ouverture qui se trouve en réalité vers la moitié de la hauteur de sa paroi.

(1) Félix Plateau, *Procédé pour la préparation et l'étude des poches aériennes des oiseaux* (*Zoologischer Anzeiger*, III, n° 57, 1880, p. 286).

Je ne m'en veux donc pas trop de mes tentatives infructueuses et je dois même dire que si j'ai essayé le procédé précédemment décrit, c'est que j'ai soupçonné un instant que s'il pouvait réussir c'est que toutes les vésicules aériennes communiquaient entre elles et que ce fait, au cas où il eût été vrai, eût été également nouveau.

En réalité les préparations ainsi obtenues ne sont pas plus exactes que celles de Campana. La seule colonne de liquide de 50 centimètres exerce une pression suffisante pour comprimer l'air résidual et donner l'illusion d'un moulage, mais encore une fois, il me paraît de toute impossibilité de chasser l'air du fémur, du sacrum, des sacs abdominaux, par une ouverture de la paroi du sac claviculaire qui ne communique pas avec eux.

Dans le cours de plusieurs fort bonnes monographies d'autres auteurs traitèrent aussi, en passant, l'anatomie des réservoirs aériens d'un certain nombre d'oiseaux.

Huxley (1882) étudia complètement l'appareil vésiculo-pulmonaire de l'*Apteryx* (1); Beddard (1884), celui du Scops (2); Filhol (1885), celui du Manchot (3); Cazin (1885), celui du Pétrel géant (4), etc... Enfin reprenant les observations d'Hunter, de Nitzsch, d'Owen et de Boulart (5), Mlle Fanny Bignon (6) vient de résumer en un bon mémoire ses recherches *sur l'appareil aérien d'origine pharyngienne* chez les différents oiseaux.

A part ce dernier travail, qui n'embrasse du reste qu'une partie restreinte de l'appareil aérifère, aucun des mémoires

(1) Huxley, *On the respiratory organs of Apteryx* (*Proceed. of zool. soc. Lond.*, 1882, III, p. 560).

(2) Beddard, *Contribution to the Anatomy of Scopus umbretta*, in *Proceed. Soc. Lond.*, p. 548.

(3) H. Filhol, *Anatomie des Manchots*, in *Mission de l'Ile Campbell*, t. III, part. 2, p. 817.

(4) Maurice Cazin, *Observations sur l'anatomie du Pétrel géant* (*Bibliothèque de l'École des hautes études, sect. des sc. nat.*, t. XXXI, art. 9, p. 11 et 22).

(5) Boulart, *Journal de l'anat. et physiolog.*, 1879, t. XVIII, p. 467.

(6) Fanny Bignon, *Contribution à l'étude de la pneumaticité chez les oiseaux.* Thèse de la Faculté des sciences, Paris, 1889.

précédents ne pouvait comporter un bien grand caractère de généralité.

Les individus étudiés par chaque auteur se trouvaient en nombre trop petit pour permettre des vues d'ensemble, et cependant c'est le reproche que l'on peut faire à la grande majorité de ces ouvrages de généraliser pour tous les oiseaux les faits observés sur deux ou trois individus.

C'est ainsi qu'à l'heure actuelle, sur le vu des mémoires de Colas, de Guillot et de Sappey, un certain nombre de naturalistes mettent en doute la pneumatisation sous-cutanée, encore qu'elle ait été clairement démontrée par A. Milne-Edwards.

De plus avec l'idée admise que les sacs aériens avaient des volumes comparables chez les grands Rapaces et les petits Passereaux, il était difficile d'avoir une base solide pour établir la physiologie de ces organes.

L'*Anatomie comparée des organes aérifères des oiseaux restait à étudier* et c'est la tâche que j'ai entreprise.

TECHNIQUE.

Bien que présentant un certain nombre d'avantages, la méthode déjà ancienne, qui consistait à disséquer les réservoirs aériens et leurs diverticules après les avoir remplis d'air par insufflation, ne laissait pas que de présenter quelques inconvénients.

L'extrême délicatesse des membranes sacculaires, leur facile déchirement par la dessiccation, étaient déjà des obstacles considérables à la réalisation de bonnes préparations anatomiques. De plus, la grande extensibilité de ces membranes limitantes des réservoirs — telle que, pour les vésicules abdominales, elle amène celles-ci à un volume triple de celui qu'elles occupent dans le corps de l'oiseau — se prêtait à une dilatation anormale des cavités aériennes et faussait évidemment les rapports anatomiques.

Quant à évaluer, même grossièrement, les volumes rela-

tifs des sacs aérifères il n'y fallait pas songer, leur forme irrégulière ne permettant, en aucune façon, une évaluation, même approximative.

De prime abord il semblait qu'une injection de l'appareil pneumatique de l'oiseau devait répondre à ces *desiderata*. Aussi beaucoup d'anatomistes ont-ils cherché un moyen pratique de mouler ces cavités aériennes dans les limites des téguments de l'animal.

Mais ici surgissaient de nouvelles difficultés. Il ne fallait pas penser, bien que la chose ait été tentée, à pousser, purement et simplement, une masse à injection solidifiable, par la trachée, dans l'appareil aérifère. L'air résidual contenu en assez grande quantité dans le système s'opposait bientôt à la pénétration de la masse en faisant « coussin ».

L'injection poussée par la trachée, après avoir brisé les humérus et les fémurs de l'individu, ne pouvait, du reste, guère mieux réussir, car en admettant, ce qui n'est pas possible, que l'on parvînt ainsi à mouler complètement les sacs claviculaire et abdominaux, il restait encore six vésicules aérifères sur lesquelles il était de toute impossibilité d'ébaucher quelque étude que ce fût.

Une autre méthode consistait à injecter sac par sac les différentes vésicules aérifères en ménageant la sortie de l'air au moyen d'un trocart. Dans cette opération, outre les difficultés pratiques énormes qui s'y rencontraient, on était impuissant à mouler les prolongements intra-osseux ou diverticulaires des sacs aériens, sans compter que par l'intermédiaire des canaux bronchiques la masse à injection passait infailliblement d'un sac à l'autre et faussait les résultats. En outre, comme dans l'insufflation, les membranes sacculaires se prêtaient encore là à une dilatation anormale des cavités aériennes et, au seul point de vue anatomique, il était difficile d'apprécier leurs rapports avec les organes environnants.

Plus tard, on essaya d'injecter l'appareil pneumatique de l'oiseau en le vidant d'air préalablement. Bien que rationnel

dans sa conception, ce procédé rencontra des difficultés qu'il était facile de prévoir. Comme les parois d'un tube de caoutchouc s'accolent lorsque, après l'avoir bouché à une extrémité, on aspire l'air par l'autre, les parois des sacs et les conduits pulmonaires devaient s'accoler quand ils se trouvaient sollicités par l'aspiration de l'appareil à vide, d'une part, et par la pression atmosphérique d'autre part. De plus on s'exposait là à des déchirures qui, laissant passer la masse à injection, étaient les points de départ de beaucoup d'erreurs

Je ne veux pas dire que l'injection ne remplissait pas, en partie, l'appareil pneumatique, non plus que ces différents moyens ne permettaient pas quelques investigations, mais celles-ci ne pouvaient être que tout à fait superficielles, et préférablement à tous ces procédés il valait mieux s'en tenir à la dissection de l'appareil insufflé d'air.

L'étude de l'anatomie comparée restait donc un travail très pénible, très difficultueux pratiquement et très peu scientifique dans les résultats auxquels ils pouvait amener les observateurs.

Comme j'attachais une grande importance aux comparaisons volumétriques des sacs, il fallait trouver un moyen qui permît d'injecter toutes les vésicules aérifères d'un oiseau sous une même pression et dans des conditions identiques afin d'obtenir des volumes comparables.

Pour atteindre ce but j'ai songé à faire le vide dans l'appareil aérifère de l'oiseau en même temps que je faisais le vide autour de lui, de façon à ce que les parois des sacs et des canaux bronchiques ne fussent plus sollicitées que par la seule action de la pesanteur. Ainsi, on évitait les déchirements des membranes et on assurait la réalisation du vide interne; car le tube qui était en communication avec la trachée de l'oiseau s'ouvrait dans celui qui communiquait avec la cloche sous laquelle je plaçais l'animal, formant ainsi deux vases communiquants, dont l'un était l'individu à étudier et l'autre la cloche pneumatique; ce dispositif, théoriquement,

assurait l'égalité de la pression à l'intérieur de l'oiseau et autour de lui.

Voyons maintenant quelle forme j'ai dû donner à l'appareil injecteur.

J'ai pris un tube de verre, D, terminé à l'une de ses extrémités par un entonnoir E. Sur ce tube j'ai fixé par l'intermédiaire d'un robinet à trois voies, R, un autre tube, AB,

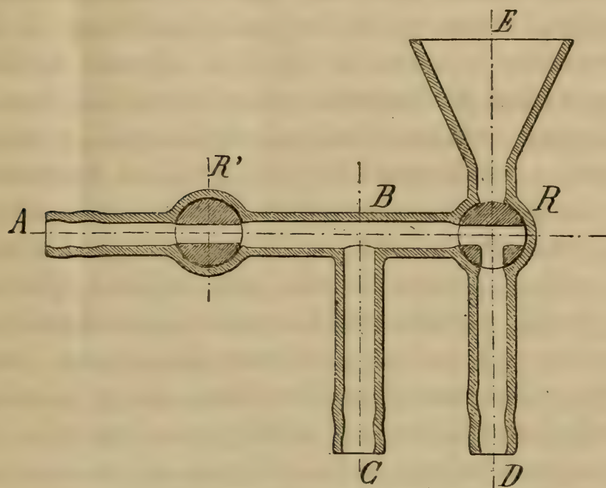


Fig. 1.

perpendiculaire à D terminé par un robinet R', et sur lequel j'ai greffé un troisième tube, C, parallèle à D.

Les tubes D et C traversent, à frottement dur, un bouchon de caoutchouc, fermant la douille d'une cloche à bords rodés placée sur une platine de verre dépoli.

Si maintenant nous venons à fixer à l'extrémité inférieure du tube D un conduit de caoutchouc, terminé par une canule de verre et mettons celle-ci en relation avec la trachée d'un oiseau; si, d'autre part, nous adaptons à l'extrémité du tube AB un conduit le reliant avec une trompe à eau, les robinets R et R' étant convenablement disposés, nous ferons ainsi le vide autour de l'animal et dans ses cavités aérifères.

Cette opération demande un temps variable suivant le

volume de la cloche, mais elle ne sollicite aucune attention, la pression étant la même à l'extérieur et à l'intérieur de l'animal.

Quand le vide est aussi complet que possible, chose facile à juger en intercalant un barbotteur entre la cloche et la trompe, on remplit l'entonnoir d'une masse liquide à injection (1) et l'on ferme le robinet R'. Alors, on change la position du robinet à trois voies R, de façon à mettre en communication l'entonnoir et les cavités aériennes de l'oiseau dans lesquelles la masse à injection s'écoule rapidement. Cette opération ne demande qu'un temps fort court, mais elle exige une certaine attention, car le liquide pénètre sous une pression relativement forte et il est bon de graduer son arrivée de façon à ne provoquer aucune lésion des membranes. Quoi qu'il en soit, en laissant arriver lentement la masse, celle-ci pénétrant entre des organes placés dans le vide moule parfaitement les cavités interorganiques qui sont les réservoirs aériens et leurs diverticules. Enfin elle colore les prolongements aérifères intra-osseux, ainsi que les diverticules médullaires ou vertébraux. Bien plus, par ce moyen on peut suivre, en en colorant les cavités, la pénétration de l'air jusque dans le parenchyme des os plats comme les os des îles.

Comme les ventricules cérébraux, les sacs aériens ne se peuvent décrire que par leurs parois. Leurs formes, dans l'état de vie de l'animal, sont du reste variables, soumises à de nombreuses influences et les moulages sur le cadavre sont impuissants à les rendre exactement.

L'insufflation de ces sacs rend, à la vérité, plus frappants, par l'exagération qu'elle leur communique, les détails diverticulaires, mais elle détruit absolument les rapports et fausse évidemment les descriptions; sans compter qu'elle est totalement impuissante à permettre de suivre le trajet de ces diverticules et leurs prolongements « péri ou intra-osseux ».

(1) Solution de gélatine très étendue, colorée au bleu d'outremer.

Les moulages, au contraire, permettent, sinon de se faire une idée rigoureusement exacte des réservoirs aérifères sur le vivant, du moins, de connaître suffisamment leurs relations entre eux et avec les organes voisins. Au moment où la masse à injection les remplit, ils se trouvent limités dans leur évolution par les appareils qui les entourent et dont les déplacements sont eux-mêmes limités par les téguments. — Toutefois, comme la masse pénètre à l'intérieur de ces réservoirs à une haute pression, ils se dilatent évidemment plus dans ces conditions qu'en l'état de vie.

Le moulage obtenu représente donc l'appareil rempli au maximum sans que cependant ses rapports soient sensiblement modifiés, leur membrane d'enveloppe ne pouvant acquérir, comme par l'insufflation, une surface que son extensibilité lui permet, mais qui ne saurait être en rapport avec les limites qui lui sont accordées à l'intérieur de l'être vivant. Ainsi, en disséquant avec soin les couches musculo-cutanées, nous pouvons avoir une bonne idée de la forme extérieure des réservoirs aérifères, puis, en enlevant la masse qui moule un sac, nous pouvons parfaitement décrire les parois de ce sac et les organes avec lesquels il est en rapport.

J'ajouterai aussi que, chaque fois qu'il m'a été loisible de le faire, j'ai employé l'insufflation comme méthode comparative, afin de mieux voir les détails diverticulaires.

La facilité que j'en retirais pour l'étude d'anatomie descriptive n'est pas le seul avantage que m'ait procuré ce procédé par moulages. Sans figurer exactement la nature, tous les sacs d'un même individu étaient évidemment injectés à la même pression et conséquemment leurs volumes étaient comparables. C'est ainsi que j'ai pu établir les rapports des volumes des différents sacs aériens d'un même animal. Pour cela je pesais l'oiseau avant de l'introduire sous la cloche à vide et je le pesais rempli de masse à injection. La différence des poids me permettait d'établir, par un calcul très simple de densités, le volume occupé par la masse injectée, sans tenir compte, du reste, du poids de la petite quantité d'air

résidual contenu dans l'appareil respiratoire lors de la première pesée.

J'avais donc ainsi le volume aérien intracavitaire total.

En enlevant avec soin la masse contenue dans le sac abdominal, ou les sacs abdominaux, j'établissais, toujours par le même moyen, la capacité des vésicules abdominales, et ainsi de suite pour les autres réservoirs et diverticules; enfin, en additionnant tous ces résultats et en retranchant leur total du volume général, j'avais le volume occupé par l'air intra-osseux.

Un autre problème se posait aussi à l'esprit.

Quelle pouvait être exactement la zone d'aération de chaque réservoir ?

Bien qu'on l'eût délimitée d'une façon assez nette, je croyais, cependant, qu'elle pouvait être sujette à quelques variations, sans compter qu'au cas même où mes prévisions ne se fussent pas réalisées, il était intéressant de confirmer les résultats acquis, et de les confirmer d'une façon absolument indiscutable.

J'ai donc eu recours à la méthode suivante. Ayant injecté complètement un individu, je me créais ainsi un « type » auquel je pouvais comparer les pièces préparées ensuite. Puis je détruisais les sacs abdominaux d'un deuxième individu et en bouchais les ouvertures bronchiques, alors seulement je l'injectais. La pure et simple comparaison de cet oiseau avec le premier me montrait quelles étaient les parties du corps ou du squelette où n'avait pas pénétré l'injection, et par conséquent quelle était la zône d'aération des sacs abdominaux.

En détruisant, maintenant, les sacs abdominaux et diaphragmatiques postérieurs d'un troisième individu, j'obtenais, par comparaison avec la pièce précédente, la zone d'aération des vésicules diaphragmatiques postérieures, etc...

Je ne saurais insister plus longuement sur le détail de ces opérations, dont on comprend facilement toute l'importance étant donné que, jusqu'ici, aucune méthode plus ri-

goureuse n'a pu permettre d'étudier aussi soigneusement l'anatomie de ce groupe d'organes.

Enfin, pour les investigations anatomiques, j'ai cru bon, dans beaucoup de cas, de recourir à la méthode des coupes totales de l'individu injecté.

Dans ce but, je plaçais pendant quelques heures les oiseaux dans un mélange réfrigérant, de glace et de sel marin, et lorsque la pièce devenait d'une consistance comparable à celle du bois, je la sciais transversalement de façon à voir nettement soit les communications osseuses, soit les évaginations diverticulaires dans leurs rapports avec les muscles ou le squelette.

Tels sont les moyens que j'ai mis en usage dans les recherches auxquelles je me suis livré et que je vais exposer.

ANATOMIE DESCRIPTIVE DES RÉSERVOIRS AÉRIENS.

Les descriptions qui ont été données, jusqu'ici, de l'appareil aérifère, tant par Sappey que par Campana et quelques autres anatomistes, n'ont pris pour base que le Cygne ou le Poulet.

Elles ne sauraient donc bénéficier d'un caractère quelconque de généralité, et c'est pourquoi je crois bon de refaire l'exposé méthodique de l'anatomie descriptive de cet appareil.

Sans viser, en quoi que ce soit, à la précision minutieuse des détails comme l'a fait Campana — ayant au fond, comme but, de faire comprendre plus clairement l'anatomie comparative de l'appareil aérien — j'aurais, cependant, l'occasion de signaler quelques faits nouveaux ou peu connus et surtout de montrer combien les auteurs ont eu tort de généraliser leurs observations.

RAPPORTS GÉNÉRAUX AVEC LES DIAPHRAGMES.

Tout d'abord, et pour donner une idée générale de l'appareil aérifère, il nous faut considérer les réservoirs aériens dans leurs rapports avec les diaphragmes que M. Sappey

a décrits d'une façon très précise en même temps que très claire.

Ces diaphragmes forment deux plans dont l'origine est commune mais qui s'isolent bientôt. L'un va suivre la face inférieure du poumon et se porter de gauche à droite vers les angles antérieurs du sternum et vers les premières côtes sur lesquels il s'insère par des languettes musculaires ; l'autre se porte, obliquement, en bas, du rachis au sternum, divisant le tronc en thorax et abdomen.

Au demeurant, ces diaphragmes, s'insérant, à leur base commune, aux apophyses épineuses inférieures des vertèbres dorsales et décrivant une arcade, qui va s'insérant du rachis aux os du bassin, délimitent par l'un une cavité pulmonaire, l'autre formant une cloison thoraco-abdominale analogue au diaphragme des Mammifères. Le premier, musculaire à ses attaches, devient bientôt une large aponévrose triangulaire, adhérente au poumon par une petite couche de tissu lacuneux. Il est percé d'ouvertures qui donnent, à l'air bronchique, l'accès des sacs aérifères. Le second, formé par deux piliers, s'insère au rachis par des fibres aponévrotiques auxquelles succèdent, en rayonnant, des fibres musculaires. Il s'insère aux os du bassin et au sternum, formant un plan convexe en avant et concave en arrière.

La cavité du tronc d'un oiseau se trouve donc divisée en trois cavités secondaires : l'une contenant les seuls poumons; la deuxième contenant le cœur, l'œsophage, les gros vaisseaux et des vésicules extra-pulmonaires; la dernière, formant l'abdomen, contenant les parties moyenne et postérieure du tube digestif et des vésicules aérifères.

Au seul point de vue de l'appareil aérifère, la cavité pulmonaire communique avec les deux autres qui sont distinctes entre elles.

Nous sommes ainsi amenés à diviser les sacs aériens en deux groupes : *les sacs interdiaphragmatiques et les sacs postdiaphragmatiques*.

Ceux-ci sont représentés par deux vésicules seulement, mais leur volume égale, dans beaucoup de cas, comme nous le verrons plus tard, celui de tous les autres réunis. On les appelle : *sacs abdominaux*. Quant aux sacs interdiaphragmatiques on en dénombre sept qui ont été appelés par M. le professeur Sappey, en allant d'avant en arrière : *cervicaux*, *thoracique*, impair et reliant les deux poumons, *diaphragmatiques* (antérieurs et postérieurs).

Ces derniers m'ont paru avoir reçu une dénomination capable d'induire en erreur, leurs rapports avec les diaphragmes, sauf pour les réservoirs postérieurs, n'étant pas, en somme, beaucoup plus intimes que ceux de leurs congénères. Cependant, ne voulant pas créer de termes nouveaux, qui ne feraient qu'obscurcir l'exposé de notre sujet, nous continuerons à leur conserver leurs dénominations, nous contentant d'en signaler le peu de valeur. Toutefois, à l'exemple de H. Milne-Edwards, nous donnerons au sac thoracique le nom de *claviculaire* (1).

En résumé, à la classification des réservoirs aériens en : *antérieurs*, *moyens* et *postérieurs* qui répondait à une doctrine physiologique qui n'est peut-être pas complètement exacte, comme nous le verrons plus tard, je substitue la division de ces poches en deux groupes : *interdiaphragmatiques* et *postdiaphragmatiques*, qui me paraît mieux répondre aux données de l'anatomie.

De plus, je ferai remarquer que le poumon, bien différent, dans sa position et ses rapports, de celui des Mammifères, est dépourvu de plèvre, que ses mouvements sont très limités et que le jeu de pompe de l'appareil respiratoire est, ici, nécessairement dévolu aux vésicules qui séparent ces poumons des parties mobiles du thorax.

Voies par où passe l'air pour pénétrer dans les réservoirs aérifères.

Bien qu'il n'entre pas dans le cadre de ce travail d'étudier

(1) H. Milne-Edwards, *Leçons d'anat. et de physiol. compar.*, t. II, p. 352.

l'appareil pulmonaire proprement dit, non plus que ses divisions bronchiques, je veux — et seulement pour l'exposition complète du sujet — schématiser l'ensemble des voies par lesquelles doit passer l'air pour venir remplir les poches qui nous occupent.

La trachée, après s'être divisée en deux grosses bronches, pénètre dans chacun des poumons vers son tiers antérieur.

Alors, la bronche semble se renfler, puis, fournissant des ramuscules, diminue de volume et se divise en deux canaux : l'interne va continuer le trajet du tronc principal et venir se terminer à la partie postérieure du poumon dans le réservoir *abdominal*, l'externe va se porter un peu en dehors et en avant, et s'ouvrir sur le bord externe de l'organe dans le réservoir *diaphragmatique postérieur*.

Du renflement bronchique dont nous parlions, il n'y a qu'un instant, partent onze canaux, quatre de la paroi interne, sept de la paroi externe, nommés respectivement : bronches diaphragmatiques et bronches costales. Celles-ci vont se ramifier suivant un mode dans le détail duquel nous ne saurions entrer et constitueront une partie de la charpente aérifère de l'organe de l'hématose.

Toutefois, deux des bronches diaphragmatiques ne laissent pas que de présenter pour nous un certain intérêt. La plus antérieure, aussi volumineuse, à sa naissance, que le tronc dont elle émane, se divise bientôt en trois branches dont l'une, se portant directement en avant, après avoir donné quelques ramifications penniformes, s'ouvre dans le réservoir *cervical*.

La troisième bronche diaphragmatique, en allant d'avant en arrière, a été appelée aussi grande bronche diaphragmatique postérieure. Son volume est considérable. Après avoir donné de nombreuses divisions, elle s'ouvre dans le réservoir *diaphragmatique antérieur* par un orifice circulaire, non loin de sa naissance, tandis qu'un canal, émanant d'elle à sa partie interne, et très près de son origine également, vient s'ouvrir dans le sac *claviculaire*.

Ainsi se trouve constitué l'appareil qui permet à l'air de pénétrer dans les réservoirs extra-pulmonaires.

Orifices bronchiques des sacs aériens. — Chaque poumon, s'étendant du sommet de la poitrine à la région sacrée, présente donc cinq ouvertures, elliptiques et béantes, dans la membrane translucide qui le recouvre et qu'on appelle « diaphragme pulmonaire ». Bien que ce nombre cinq ne soit pas absolument constant et puisse être dépassé, un réservoir ayant quelquefois deux ouvertures pulmonaires, nous exciperons de sa grande généralité pour la commodité de la description.

Nous dirons donc que chacune de ces ouvertures s'ouvre dans un réservoir spécial bien distinct de ses voisins, c'est-à-dire ne communiquant pas avec eux autrement que par l'intermédiaire des voies pulmonaires. La première, en allant d'avant en arrière, est située près de la ligne médiane tout à fait à la partie antérieure de l'organe ou vers le sixième de sa longueur, adhérente aux muscles cervicaux. C'est l'orifice pneumatique cervical. La deuxième, située près du bord externe du poumon, à peu près vers le tiers de son diamètre longitudinal, est placée un peu en dehors de l'entrée de la bronche dans le poumon. C'est l'ouverture qui donne à l'air l'accès du réservoir claviculaire. Un peu en dedans de la bronche et sur une ligne postérieure au trou précédent s'en trouve un troisième, béant dans le réservoir diaphragmatique antérieur. Un quatrième orifice plus grand que les premiers se trouve sur le bord externe de l'organe, vers son tiers postérieur et s'ouvre dans le sac diaphragmatique postérieur. Enfin, sous l'arcade formée par le diaphragme pulmonaire se trouve un dernier et très large orifice qui s'ouvre dans le sac abdominal.

Rapports généraux des sacs aériens entre eux. — Avec les poumons pour base commune, les réservoirs aériens semblent rayonner autour de cette base, appliquant leur membrane contre la membrane du sac voisin, autant que le permettent leurs rapports avec les autres organes.

Partant du sommet des poumons et embrassant la base du cou, sur sa face antérieure, on voit se développer les « sacs cervicaux », en avant d'eux, les recouvrant en partie et formant des circonvolutions externes dans la fourche coracoïdienne se trouve le sac impair à deux ouvertures bronchiques latérales : « sac claviculaire ». En arrière de celui-ci et de chaque côté, car le cœur et ses gros vaisseaux les séparent, se développent les « sacs diaphragmatiques antérieurs » adhérents à la membrane de l'interclaviculaire en plusieurs points et séparés de lui par les troncs veineux ou artériels de la base du cœur, en d'autres points. Appliqués face à face contre eux et s'étendant jusqu'au diaphragme thoraco-abdominal nous trouvons les « sacs diaphragmatiques postérieurs » s'écartant, en avant, pour laisser la place du cœur, mais se rejoignant sur la ligne médiane en arrière.

Tous ces réservoirs sont interdiaphragmatiques et recouvrent complètement la face inférieure des poumons avec laquelle leurs bases sont intimement en rapport et qu'elles semblent carreler, en quelque sorte.

Mais, en arrière du diaphragme thoraco-abdominal, paraissant sortir des poumons comme deux grosses bulles de savon d'un chalumeau, se développent les « sacs abdominaux » qui semblent plonger sur les réservoirs diaphragmatiques postérieurs et accolent leurs membranes internes sur la ligne médiane, en affectant *des rapports variables* avec l'appareil digestif. Plus ou moins volumineux, plus ou moins irréguliers de forme, ils varient donc fréquemment de rapports avec les organes splanchniques.

Dès lors, connaissant bien la topographie générale de l'appareil aérifère, nous allons étudier d'une façon détaillée chacune de ses parties.

RAPPORTS DES SACS AÉRIENS AVEC LES ORGANES SPLANCHNIQUES OU MOTEURS.

Partant du sommet des poumons et embrassant la base

du cou, au devant de la colonne vertébrale, comme je le disais plus haut, se trouvent les *sacs cervicaux*.

Réservoirs cervicaux. — Ils sont séparés du sac claviculaire, qui les dissimule de prime abord, par l'œsophage.

Nous allons les étudier dans la *Cresserelle* (*Falco tinnunculus*).

Ces réservoirs forment deux cavités distinctes, à parois propres, mais enveloppées dans une membrane commune dont on les peut dégager. Une cloison médiane sépare nettement ces deux sacs en laissant passer dans son épaisseur les deux artères carotides primitives. Ils se trouvent ainsi en rapport : en haut, avec les muscles prévertébraux; en bas, avec le sac claviculaire dont les séparent l'œsophage, la trachée, les veines jugulaires; en dehors, avec le sommet des poumons et le plexus brachial (1).

En eux-mêmes, ces réservoirs n'occupent qu'un fort petit volume relativement à leurs congénères, mais ils présentent de nombreux diverticules et jouent dans la pneumatisation du squelette un rôle considérable.

Diverticules de ces sacs. — Ils envoient, en effet, en avant et en arrière, et suivant l'artère vertébrale, de minces conduits qui donnant à leur tour des canaux secondaires dans les espaces intervertébraux viennent gonfler de chaque côté de la ligne médiane et sous les muscles *longs postérieurs du cou* de petits saccules au niveau de sept dernières vertèbres cervicales (2). Ces canaux *intra-transversaires* donnent également de courts ramuscules qui s'ouvrent dans le corps des vertèbres dont ils aèrent le parenchyme osseux; de plus, au niveau des trous de conjugaison on voit se détacher de ces mêmes canaux de courts diverticules qui viennent former dans la cavité vertébrale un canal longitudinal superposé à la moelle (3). Aussi bien, je dois ajouter que jamais je n'ai vu de prolongation de ce canal dans la cavité encéphalique.

(1) Planche I, fig. 3, *CV*.
(2) Planche II, fig. 4, *DC*.
(3) Planche I, fig. 3, *cm*.

A la face inférieure du cou, un autre prolongement des réservoirs cervicaux, provenant de la jonction de deux diverticules des conduits latéraux, s'étend sous les muscles de cette face inférieure jusque vers la troisième ou la deuxième vertèbre cervicale où il se termine en cul-de-sac (1).

Les vertèbres de la région dorsale sont également aérées par les réservoirs cervicaux. Tout d'abord le canal médullaire médian se prolonge souvent en arrière jusqu'à l'extrémité de la moelle (*Buse*, *Cresserelle*), mais il arrive que ce canal se termine au niveau de la première vertèbre dorsale dans le parenchyme osseux de laquelle il se perd (*Chouette effraie*). Cependant, le réservoir cervical envoie aussi un prolongement aérifère à cette première vertèbre dorsale. L'air, ainsi amené en cet organe, en sort, passe dans un saccule intervertébral, situé sous les muscles dorsaux et qui s'abouche avec le corps de la deuxième dorsale. La chose se répète pour les autres vertèbres de cette région.

Ainsi, les réservoirs cervicaux pneumatisent les vertèbres cervicales et dorsales, mais ils pneumatisent aussi les côtes dorsales par de courts ramuscules intervertébraux venant former une sorte de coussinet autour de l'articulation costale.

Réservoir claviculaire. — De tous les réservoirs le *Claviculaire* est incontestablement celui dont il est le plus difficile de donner une idée exacte (2).

Il semble dériver de deux diverticules bronchiques émanés de chaque poumon qui se seraient accolés d'abord l'un à l'autre et dont la cloison se serait ensuite résorbée. De plus, comme ce réservoir est traversé par l'œsophage, la trachée, nombre de gros vaisseaux et que sur tous ces organes la membrane sacculaire s'est repliée en leur formant une gaine, il en résulte que sa cavité est très irrégulièrement divisée.

Quoi qu'il en soit, on peut considérer à ce sac deux ré-

(1) Planche I, fig. 1, *Cc*, *vi*.
(2) Planche I, fig. 3 et 4, *C*.

gions : l'une intrathoracique, l'autre extrathoracique, communiquant entre elles.

C'est encore la *Cresserelle* que je vais prendre pour type dans cette étude.

Placé au sommet de la poitrine, limité en avant par une membrane tendue entre les deux branches de l'os furculaire, et souvent recouverte par un muscle (*Rapaces*), le sac claviculaire de forme tourmentée, irrégulière, envoie au niveau de l'articulation de l'épaule un certain nombre de diverticules qui en constituent la partie extrathoracique.

La partie thoracique du réservoir s'étend donc de la membrane limitante, tendue entre les deux branches de l'os furculaire jusqu'à la base du cœur et les gros vaisseaux qui en partent. Sur les côtés, elle est limitée par les clavicules, les premières côtes, le bord antérieur de l'omoplate, les apophyses transverses des vertèbres cervicales. En haut, elle est séparée des réservoirs cervicaux par l'œsophage, la trachée, les veines jugulaires, qui la traversent, enfin dans sa cavité on voit librement le larynx inférieur et ses muscles.

Diverticules du sac claviculaire. — De plus, de chaque côté du cœur dans l'espèce de trièdre déterminé par cet organe, le poumon et les deux premières côtes, cette poche claviculaire envoie une longue pointe, sorte de coin venant s'appliquer sur la face correspondante du sac diaphragmatique antérieur et se prolongeant sur le bord du sternum jusqu'au niveau de l'articulation de la dernière côte sternale. Sur son trajet ce diverticule pneumatise les côtes sternales, et les parties latérales du sternum lui-même. Appelons-le *diverticule costal.*

Diverticule précardiaque. — Ce n'est pas tout encore, *car chez beaucoup d'oiseaux, la poche claviculaire envoie en avant du cœur — et quelquefois jusqu'à l'extrémité postérieure du sternum* (*Dentirostres*), — *un long diverticulum s'intercalant entre cet os, le cœur et les réservoirs diaphragmatiques et*

prenant son origine claviculaire par des trous ménagés entre les artères sous-clavière et le cœur (1).

Ce diverticule pneumatise le bréchet par deux trous médians chez l'animal que j'ai pris pour type.

Cellula cordis posterior. — En arrière du cœur et se prolongeant, très postérieurement, entre les réservoirs diaphragmatiques se trouve un autre diverticule claviculaire (2).

Voyons maintenant comment se trouve constituée la portion extrathoracique de ce réservoir.

Diverticule sous-pectoral. — Émanant de celui-ci par un trou situé entre le tendon du grand pectoral, la clavicule et le tendon interne du coraco-brachial, on voit se développer sous le muscle « grand pectoral » un volumineux divercule (3). Celui-ci envoie sur les côtés du thorax par un orifice ménagé entre l'artère sous-clavière et le muscle sous-clavier, une large évagination; séparé de celle-ci par les artères sous-clavières et émanant aussi de la poche sous-pectorale, par un trou situé entre le coraco-brachial, l'humérus et l'artère thoracique, se voit un autre diverticule qui se porte vers la tête de l'humérus qu'il pneumatise.

Dans les parois de tous ces saccules, qui sont assez volumineux, comme on pourra s'en assurer plus tard, viennent se perdre de petits filets tendineux des muscles moteurs de l'aile.

Diverticule du grand dorsal. — De notre sac claviculaire, encore, par un trou situé entre l'artère sous-clavière, le triceps et le trapèze, se développe un autre saccule, s'étalant sous le muscle grand dorsal et pneumatisant la clavicule, qui se prolonge entre les muscles biceps et triceps jusque vers la moitié de l'humérus.

Diverticule du trapèze. — Séparé de ce saccule, à sa partie antérieure, par le trapèze et s'étalant sous ce muscle, s'étendant jusqu'à l'extrémité postérieure des sacs cervicaux et

(1) Cellula cordis posterior d'Owen.
(2) Planche IV, fig. 1, 2, 3, *D.P.*
(3) Planche II, fig. 1, 2, 3.

bordant le prolongement sous-omoplatique du sac claviculaire, on voit encore sortir de ce réservoir un diverticule par un orifice situé entre l'artère sous-clavière, le coraco-brachial et le muscle sous-épineux.

Diverticule sous-omoplatique. — Enfin de celui-ci part un prolongement qui va se porter, en arrière, sous l'omoplate, accolant sa face interne à la face postérieure et externe du sac cervical correspondant et recouvert par le muscle grand dorsal antérieur.

Bien que ce dispositif compliqué ne soit pas constant dans la série ornithologique et que même, dans la plupart des cas, l'appareil soit beaucoup plus simple, je tiens à faire remarquer *que chez cet animal doué, à un si haut point, de la puissance du vol, les différentes couches musculaires sont séparées, plan par plan, par des coussinets aériens.*

Dans l'examen que je ferai plus tard, de la pneumatisation sous-cutanée, j'aurai l'occasion de parler du rôle que joue le sac claviculaire dans cette pneumatisation même ; mais si je laisse, à dessein, de côté, cette particularité, je crois bon, dès maintenant, de montrer combien diffère la description précédente de celles qui ont été relevées sur d'autres animaux tant par les auteurs que par moi-même, et je prendrai pour exemple le *Canard tadorne* (*Anas tadorna*).

Je signalerai d'abord, ici, l'absence du saccule précardiaque que nous avons trouvé dans la Cresserelle, puis, nous verrons que les diverticules axillaires sont moins nombreux et moins développés que dans notre précédent exemple.

Au nombre de trois, seulement, de chaque côté, ceux-ci ont été appelés *sous-pectoral*, *sous-scapulaire* et *huméral.*

Ces deux derniers, ont une origine commune, sortant du réservoir claviculaire par un orifice ménagé en arrière du muscle petit abducteur de l'humérus. Le *saccule sous-scapulaire* s'étale alors sous l'omoplate, se développant dans le sens longitudinal et longeant la face postéro-externe des sacs cervicaux, tandis que le *prolongement huméral* s'avance dans l'angle du bras et du thorax, se mettant en rapport avec

la tête de l'humérus qu'il pneumatise. Quant au *diverticule sous-pectoral*, volumineux relativement aux précédents, il tire son origine du sac claviculaire par un trou ménagé sous la clavicule, puis il passe entre les parties directe et réfléchie du tendon du muscle grand pectoral et s'étale sous celui-ci (1).

Il n'y a donc pas ici de prolongements aériens sous les muscles releveurs de l'aile. D'une façon générale l'appareil diverticulaire du sac claviculaire est beaucoup plus simple que celui de la Cresserelle. Or, ce dispositif que je viens de décrire dans le « Canard tadorne » se retrouve chez un grand nombre d'oiseaux, chez de bons volateurs même, et j'ai choisi à dessein l'exemple d'un oiseau migrateur. Cependant je dois dire *que le volume de ces prolongements axillaires est notablement plus considérable chez les individus qui volent longtemps que chez ceux qui volent peu ou mal.*

Le saccule sous-pectoral, tout particulièrement, m'a paru varier suivant la puissance du muscle qui le recouvre.

Réservoirs diaphragmatiques. — Dans le *Cresserelle*, le fait qui nous frappe le plus dans l'examen des *réservoirs diaphragmatiques* est l'inégalité de volume des poches antérieures et postérieures. Celles-ci, beaucoup plus petites que celles-là, s'avancent dans l'abdomen, en arrière de la dernière côte. De chaque côté, les sacs diaphragmatiques sont séparés par une cloison oblique, telle que les vésicules antérieures recouvrent la face ventrale des postérieures. Cependant, comme ce dispositif n'est pas, à beaucoup près, le plus commun, je prendrai comme type, dans l'étude de ces poches, la *Caille* (*Coturnix dactylisonans* Meyer).

Ici, ces sacs, au nombre de deux de chaque côté, sont séparés par une cloison normale au plafond pulmonaire.

Sacs antérieurs. — Les réservoirs antérieurs se trouvent ainsi délimités, étant en rapport avec : les poumons, en

(1) Planche II, fig. 3.

haut; la première côte, et l'artère pulmonaire, de chaque côté, en avant; les côtes, en bas; le foie, en dehors, ainsi que le cœur et le diverticule précardiaque du sac claviculaire; enfin, les réservoirs postérieurs, en arrière.

Sacs postérieurs. — Quant à ceux-ci, sous-costaux dans la plus grande partie de leur volume, ils sont compris entre les poumons, le foie, les côtes, avec, pour limites postérieure et antérieure, le diaphragme thoraco-abdominal et les sacs antérieurs. Ils se réunissent, du reste, sur la ligne médiane et inférieure du sternum. Enfin, ils se prolongent dans l'abdomen, en arrière de la dernière côte et tout spécialement du côté gauche. Alors le réservoir diaphragmatique postérieur recouvre la face externe du sac abdominal correspondant dont il n'est séparé que par le diaphragme thoraco-abdominal.

Les rapports des sacs diaphragmatiques entre eux sont très variables. Dans la plupart des cas cependant, ils sont séparés par une cloison normale au plafond pulmonaire, mais dans le *Pygargue commun*, le sac antérieur chevauche le postérieur, chez la *Barge*, le premier de ces réservoirs, se portant en arrière et en dehors, force le second à se reporter en dedans et à reculer vers l'abdomen, enfin, comme nous le verrons plus tard, les réservoirs diaphragmatiques antérieurs peuvent manquer totalement.

Chambre cardiaque. — Si, maintenant, adaptant les différentes pièces que je viens de décrire, nous reconstituons, dans l'espace, la figure qu'affecte leur ensemble, nous verrons que le cœur, enfermé dans son péricarde, *où ne pénètre cependant pas l'air*, est contenu dans une cavité à parois aérifères.

Cette chambre pyramidale aura pour sommet le point de jonction sternal des sacs diaphragmatiques postérieurs, la base en sera le sac claviculaire, la face inférieure, le diverticule précardiaque; les faces latérales, les quatre sacs diaphragmatiques.

Le cœur est donc isolé de tous les autres organes, dans

cette cavité, encore que celle-ci soit fort variable de forme, suivant la variabilité même des réservoirs qui la délimitent. C'est à peu près telle que nous la venons de décrire qu'elle se présente chez la Caille, mais chez les *Palmipèdes*, par exemple, où n'existe généralement pas de verticule précardiaque, elle ne saurait avoir de paroi aérifère inférieure.

Chez beaucoup de *Passereaux dentirostres* aussi, le cœur bat tout entier dans le sac claviculaire et son diverticule précardiaque. Néanmoins, la description que j'en ai donnée demeure très générale, et il est intéressant *de noter cette situation du cœur dans une cavité à parois pneumatiques.*

Réservoirs abdominaux. — Chez la *Cresserelle*, les *sacs abdominaux*, se développant de chaque côté de la masse intestinale, finissent par se rejoindre sur la ligne médiane ventrale, enveloppant ainsi complètement la partie postérieure du tube digestif, mais isolant le gésier et le foie qu'ils repoussent contre les parois somatiques de l'abdomen.

Ces viscères se trouvent ainsi compris entre les réservoirs abdominaux, et le diaphragme thoraco-abdominal, c'est-à-dire les réservoirs diaphragmatiques postérieurs.

Mais cette situation préintestinale des sacs postdiaphragmatiques, encore qu'assez fréquente, n'est point constante, tant s'en faut. Or, comme c'est celle qui a toujours été dédécrite jusqu'ici, je préfère m'adresser à un autre type et ce sera la *Cigogne blanche* (*Ciconia alba*), qui va me servir d'exemple.

Quand on a soin d'enlever les couches musculaires de l'abdomen sans toucher au péritoine, si l'on vient à insuffler d'air l'appareil pulmonaire de l'animal on voit que, dans la cavité péritonéale, quelques anses intestinales sont soulevées par deux vésicules que l'on voit se gonfler de chaque côté. Ces vésicules sont les *sacs abdominaux.*

Si, maintenant, fendant le péritoine dans le sens de sa longueur, on met à nu les organes sous-jacents, on voit que ces vésicules forment de chaque côté deux larges poches bossuées, pourvues de demi-cloisons internes, laissant

comme des sortes de boutonnières qui donnent à l'air le libre accès des différents compartiments.

La partie antérieure du tube intestinal vient s'intercaler dans le prisme irrégulier formé par l'écartement du péritoine et des sacs abdominaux sur la face inférieure de l'abdomen, puis il descend à gauche, en déprimant le réservoir correspondant. Il se pelotonne, ensuite, à la face inférieure des vésicules pour venir enfin passer entre elles et se terminer au cloaque.

La membrane de ces sacs s'insère, à l'origine, autour de l'orifice bronchique situé au-dessus et en dehors de la face supérieure du foie; puis, en haut, elle suit le bord mousse du petit bassin en dehors, tandis qu'elle s'insère au bord externe du canal déférent en dedans.

Elle répond à la face inférieure du rein, aux différentes circonvolutions intestinales, mais à la face inférieure elle se replie sur le gésier auquel elle forme une sorte de demi-gaine. Ce gésier déprimant fortement le sac gauche, celui-ci est plus petit que le réservoir droit. Nous savons déjà que ceci est compensé par le plus grand développement du sac diaphragmatique postérieur correspondant. Enfin le foie, contenu dans une gaine biloculaire, recouvre aussi la partie antérieure de la face inférieure de ces vésicules.

Diverticules surrénaux. — Ces réservoirs abdominaux poussent au niveau des vertèbres sacrés un prolongement qui remonte au-dessus des reins, entre la face supérieure de ceux-ci, la surface osseuse de la cavité du bassin et les vertèbres lombaires. Ces diverticules sont très visibles et envoient des petits prolongements pneumatisant les vertèbres lombaires et les os des îles.

Dans le *Canard milouin* (*Anas fuligula*) on en voit très nettement partir deux autres diverticules qui, sortant par les orifices osseux des vaisseaux cruraux, s'étalent en avant et en arrière de l'articulation de la cuisse sous les muscles moteurs de celle-ci.

Ils sont inégaux, du reste, le postérieur étant plus grand

que l'antérieur. Ce dernier vient s'appliquer un peu au-dessous du grand trochanter et, là, un trou donne à l'air l'accès de la cavité fémorale.

J'ai cru bon, dans cette étude, de prendre, pour l'examen de chaque sac, un type qui pût représenter, sinon le cas le plus général, du moins celui où les rapports avec les organes sont les plus nets.

De plus, les descriptions qui ont été données de l'appareil aérifère ont été trop absolues. On s'est, certainement, beaucoup trop hâté de généraliser des descriptions d'organes très variables.

Cependant, je rappellerai que plus haut j'ai eu l'occasion de décrire *le diverticule précardiaque du sac claviculaire et de déterminer les prolongements costaux* du même sac, prolongements autrefois signalés par Owen et depuis esquissés par Campana dans le poulet.

Dans la suite de cette étude j'ai pu montrer aussi que les sacs diaphragmatiques étaient assez différents, chez les oiseaux que j'ai pris pour type, de ceux autrefois délimités dans le Canard, par exemple.

C'est ainsi que les sacs diaphragmatiques postérieurs débordent fortement les dernières côtes en s'avançant dans la cavité abdominale, et pour n'être pas le premier à signaler ce fait, déjà constaté par Natalis Guillot, je crois avoir apporté l'appoint d'une observation rigoureuse et d'une description précise à l'étude de ces organes.

De même, j'ai eu l'occasion d'établir que la position des sacs abdominaux n'était pas constamment préintestinale, mais souvent latéro-postérieure par rapport au tube digestif, comme le prouvent le type de la Cigogne et les nombreux animaux que nous rencontrerons dans l'étude de l'anatomie comparée de ces organes aérifères.

Enfin, au point de vue de la pneumatisation osseuse, j'ai pu établir, rigoureusement, la sphère d'aération *squelettique* de chaque sac.

Pneumatisation squelettique. — Dans la *Buse commune* (*Buteo communis*, L.,) et sans tenir compte de l'aération d'un certain nombre d'os de la tête étudiée par Mlle Fanny Bignon (1), j'ai relevé la sphère d'aération osseuse de chaque sac et je la résumerai dans le tableau suivant :

Vertèbres cervicales....................... — dorsales....................... Côtes dorsales.......................	Réservoirs cervicaux.
Clavicule....................... Omoplate....................... Os furculaire....................... Humérus....................... Sternum....................... Côtes sternales.......................	Réservoir claviculaire.
Os iliaques....................... Vertèbres lombaires et sacrées............. Fémur.......................	Réservoirs abdominaux.

Bien que sujette à de nombreuses variations, cette sphère d'aération squelettique peut, je le crois, être établie de cette manière fondamentale, déterminée comme j'ai eu l'occasion de le dire dans l'exposé de la technique employée.

Volumes relatifs des diverticules. — De plus, je veux aussi montrer quels sont les volumes relatifs des différents diverticules, et je prendrai comme type la *Cresserelle*, qui présente, comme on se le rappelle, un appareil diverticulaire relativement compliqué.

L'animal, pesant 150 grammes, avait un volume aérifère interne de 92 centimètres cubes, se répartissant de la façon suivante :

(1) Fanny Bignon, *loc. cit.*, p. 31.

Poumons	1	0	»	»
Sacs cervicaux	»	3	»	»
Diverticules postcervicaux	»	0	7	5
Sac claviculaire	»	4	»	»
Diverticules sous-omoplatiques	»	1	5	0
— sous-pectoraux	»	6	»	»
— sous-transversaires	»	5	»	»
— sous-trapéziens	»	3	5	0
— huméraux	»	2	»	»
— axillaires	»	2	»	»
Diverticule précardiaque	»	1	»	»
— postcardiaque	»	0	5	0
Sacs diaphragmatiques antérieurs	»	8	»	»
— postérieurs	»	1	5	0
Sacs abdominaux	3	4	»	»
Diverticules surrénaux	»	1	7	5
Aération squelettique	»	7	5	

Avant de passer à l'étude des organes que je viens de décrire, dans les différentes classes et chez les divers individus de la série ornithologique, je veux m'arrêter quelques instants sur la doctrine professée par Cuvier au sujet des réservoirs aériens des oiseaux.

Théorie de Cuvier. — Cuvier les distinguait en *cellules vides* et en *cellules pleines :* celles-ci étant occupées par des organes, celles-là ne contenant que de l'air. Il en arrivait, en fin de compte, à considérer l'appareil aérifère de l'Oiseau comme pénétrant dans toutes les parties du corps.

Se basant sur les rapports des vésicules aérifères avec le poumon, ce qui était logique, du reste, les auteurs (et surtout M. Sappey) qui se sont occupés de cette question ont beaucoup simplifié la doctrine du maître et détruit en partie ses conclusions.

Mais, quelle que soit l'autorité des savants qui ont déjà envisagé cette question, il nous a semblé que nous devions rechercher quelles avaient pu être les causes qui avaient amené le grand anatomiste à émettre une opinion qu'ont repoussée ceux qui vinrent après lui, à voir enfin quel était le bien fondé d'une description qui devait s'appuyer sur de bonnes préparations anatomiques.

A la vérité, la façon dont l'auteur envisage la question ne

laisse pas que de présenter une réelle obscurité. Tout d'abord, il dit exister de chaque côté du corps deux grandes cellules vides, divisées en loges par trois cloisons transversales incomplètes, échancrées inférieurement pour la première et la dernière, et supérieurement pour l'intermédiaire.

Bien certainement, Cuvier a voulu parler, là, des réservoirs diaphragmatiques et abdominaux, encore que les cloisons n'y soient en aucune façon incomplètes.

Nous croyons donc qu'il a constaté, antérieurement, l'existence des sacs diaphragmatiques et, postérieurement, l'existence des sacs abdominaux et des diverticules abdomino-cervicaux, dont nous reparlerons, chez l'Autruche.

Quant aux cellules pleines, c'est-à-dire contenant des viscères, je m'arrêterai un moment sur la *cellule du cœur*.

Comme nous l'avons vu plus haut, le cœur, chez la majorité des individus, est complètement entouré de cellules aérifères et nous devons nous demander si, bien qu'interprétant mal ses résultats, Cuvier n'avait pas constaté l'existence du diverticule précardiaque du réservoir claviculaire dont il n'est fait mention dans aucun auteur.

Ce cœur bat effectivement bien dans une chambre à parois pneumatiques, de plus le sac claviculaire lui-même contient un certain nombre d'organes, la trachée, les bronches, le larynx inférieur, etc. Or Cuvier décrit sous le nom de cellule pleine cette vésicule précordiale.

Étant donné le manque de notions exactes professées alors sur les séreuses, nous ne croyons pas qu'en ce point, et ayant égard à l'époque, le savant anatomiste ait commis une aussi grosse faute qu'on l'a laissé entendre.

Plus tard nous verrons aussi que, chez l'*Oie de Magellan*, le gésier est compris entre le sac abdominal correspondant et un diverticule du sac diaphragmatique postérieur; que, dans la *Cigogne maguari*, le foie est enveloppé d'un diverticule aérifère du sac claviculaire; mais nous devons dire que ces faits ne correspondent en aucune façon à ceux observés par Cuvier et que sa description de cellu-

les pleines, bien que parfois compréhensible, est fausse.

Aussi bien, dans l'insufflation de l'appareil aérifère, la distension provoquée des vésicules aériennes amène une tension des membranes supérieures des cellules pleines de Cuvier et donne l'illusion d'un gonflement qui leur serait propre et dénoterait l'accès de l'air à leur intérieur. Enfin, dans les vésicules abdominales de l'Autruche comme de beaucoup d'autres oiseaux, il est fréquent de trouver de fausses cloisons, contrairement à ce que dit Natalis Guillot qui n'a décrit que des vésicules distendues au maximum, ayant faussé tous leurs rapports entre elles et avec les organes voisins (1).

VARIATIONS GÉNÉRALES DE NOMBRE, DE VOLUME ET DE POSITION DES RÉSERVOIRS AÉRIENS.

Dans l'énumération que l'on faisait autrefois des sacs aériens, on en comptait un grand nombre. La raison en était que l'on élevait à ce rang quantité de diverticules ou de fausses divisions sacculaires. Puis on divisa ces organes en deux groupes : *thoraciques et abdominaux*, et l'on décrivit, en détail, les plus petites poches que, souvent, des demi-cloisons seules séparaient de leurs voisines (2).

M. Sappey mit enfin de l'ordre dans ces descriptions, qui, pour être exactes, ne laissaient pas que de devenir fastidieuses, n'étant pas méthodiques, et depuis longtemps déjà, il est admis et enseigné universellement que les oiseaux sont possesseurs de neuf sacs aériens.

Variation de nombre. — Sur ce point, nous remarquerons que l'on s'est encore trop hâté de généraliser et que ce chiffre neuf est loin d'être constant.

C'est ainsi que dans le Menure lyre (*Menura superba*) je n'en ai trouvé que sept. Plus tard j'ai été amené à reconnaître que chez beaucoup de passereaux le même fait se reproduit par une jonction des deux sacs diaphragmatiques antérieurs et postérieurs de chaque côté.

(1) Natalis Guillot, *loc. cit.*, p. 43.
(2) Nat. Guillot, *loc. cit.*

Dans la *Cigogne blanche*, par contre, j'en ai trouvé onze; un petit saccule à embouchure spéciale s'intercalant, en coin, entre les réservoirs diaphragmatiques postérieurs et les sacs abdominaux.

Dans le *Cacatoès à huppe rose* il n'y avait qu'un seul sac abdominal entouré par la masse intestinale et à deux ouvertures bronchiques.

Owen dit que chez les Vautours le sac claviculaire est divisé en deux par une cloison médiane (1) et j'ai vérifié cette assertion dans le *Vautour percnoptère*.

Aussi bien, dans une même espèce il peut arriver, cela est naturel, de trouver une division du sac claviculaire qu'on ne rencontre pas chez tous les types de cette espèce. Chez de vieux Pigeons j'ai pu constater qu'il y avait là un double diverticule à cloison franche, alors que, chez d'autres pigeons, cette cloison n'existait pas.

Variation de forme. — La forme et les dimensions des réservoirs aériens sont encore extrêmement variables. Elles dépendent de celles des organes environnants et, jusqu'ici, je n'ai pas rencontré de ces vésicules si régulières que l'on s'est plu à décrire et à dessiner.

Du reste, l'insufflation, à laquelle nous avons eu souvent recours, modifie la forme de ces organes distendus et détruit certainement leurs rapports exacts; mais elle présente un réel avantage en exagérant la forme des évaginations diverticulaires; exagération telle, la paroi des réservoirs étant éminemment extensible, que ces organes peuvent atteindre un volume triple de celui qui leur est dévolu dans l'état de nature, c'est-à-dire maintenus en position par les muscles et les viscères avec lesquels ils sont en rapports et dont la dissection les dégage.

Ainsi les sacs abdominaux présentent presque toujours une forme bossuée, irrégulière, qu'accentuent encore de petites brides musculaires et élastiques courant à leur surface.

(1) Owen, *Anatom. compar.*, t. I, p. 211, Londres, 1866.

Le sac claviculaire se développe chez le *Macareux* (*Mormon fratercula*) au point de former trois énormes vésicules intercoracoïdiennes dont les deux latérales se portent en arrière et de chaque côté du cou et viennent se rejoindre à la face postérieure de celui-ci.

Dans le *Paon* (*Pavo cristatus*) et beaucoup d'autres oiseaux le même fait se reproduit mais les deux vésicules latérales sont beaucoup plus petites, tandis que chez les *Buses* et presque tous les Rapaces il n'y a pas de tubérosités claviculaires aériennes de ce genre.

Variation de position. — Ce que nous disons de la grande variabilité de forme des sacs aériens, nous pouvons tout aussi bien le dire de leur position et de leur volume.

Par exemple les diverticules axillaires ou précardiaques du réservoir claviculaire peuvent être très développés, comme nous l'avons dit, chez la *Cresserelle* ou le *Toucan* et être fort petits, ou n'exister pas, chez le *Pigeon* ou le *Macareux*.

Nous verrons aussi que chez l'*Autruche* les réservoirs cervicaux envoient des diverticules jusque dans l'abdomen.

Quant aux sacs diaphragmatiques nous avons déjà esquissé quelques traits sur leurs variations de position, nous retiendrons surtout qu'ils peuvent s'avancer fort loin dans la cavité abdominale. Au contraire l'*Apteryx* présente des sacs abdominaux qui remontent assez haut dans la cavité thoracique, et la *Foulque* les a fort petits et situés à la partie antérieure de l'abdomen, plongeant dans le thorax sous les sacs diaphragmatiques postérieurs.

Variations de volume. — Enfin, les volumes des réservoirs aériens sont très variables, non seulement suivant les espèces, mais suivant les individus aussi.

L'âge, le sexe, l'état de liberté ou de domestication... doivent contribuer, nous n'en doutons pas, à modifier l'appareil aérifère, mais il ne pourrait entrer dans le cadre d'un travail semblable de suivre, point à point, ces modifications. Le temps, un temps considérable seul, peut permettre d'envisager cette question sur toutes ses faces, car, encore

que je me fusse trouvé dans d'excellentes conditions de travail, il est évident que les animaux que j'avais à ma disposition étaient en nombre trop restreint dans chaque espèce pour que je puisse me livrer à ces investigations dont je crois cependant avoir étudié plus que les faits principaux.

Variation dans la pneumaticité squelettique. — La pneumaticité squelettique est également très variable.

D'une façon générale, on peut dire que les oiseaux nageurs ou plongeurs sont ceux qui ont le squelette le moins aérifère. Depuis la *Frégate* où tous les os sont pneumatisés sauf les métatarsiens jusqu'au *Pingouin* où il n'y en a aucun, on trouve de nombreuses transitions.

Mais il me paraît intéressant de faire remarquer que l'humérus qu'on enseigne être aérifère chez tous les oiseaux sauf l'Autruche (1) n'est pas davantage pneumatisé chez un grand nombre de types.

Dans les *Tanasyptères*, l'*Opisthocôme Hoazin*, la *Fauvette grise*, l'*Etourneau commun*, les *Harles*, les *Macareux*, la *Mouette à tête noire*, le *Vanneau à crête*, la *Barge vulgaire*, le *Corlieu*, l'*Œdicnême criard*, les *Foulques*, l'humérus est médullaire.

De même les *clavicules* qui m'ont paru presque constamment aérifères chez les grands Rapaces et les oiseaux bons volateurs ne le sont cependant pas chez les Mouettes, non plus que le fémur.

Du reste, il est admis depuis longtemps que la pneumaticité des différents os varie suivant les espèces. Mais je veux bien faire remarquer *que l'humérus et le sternum*, *qui sont considérés comme étant constamment aérifères*, *ne jouissent pas plus de cette immunité que les autres os de la charpente squelettique*.

Le *sternum*, par exemple, présente quelquefois un seul trou pneumatique antérieur et médian; chez les petits Passe-

(1) Sappey, *loc. cit.*, p. 37.

reaux, ce trou n'existe même pas et les lames latérales recouvrent la partie antérieure de la cage thoracique, comme un plastron papyracé, dépourvu de toute aération.

Mais il est encore un autre point de l'anatomie de l'appareil aérifère des Oiseaux sur lequel je tiens à insister parce qu'il a été le sujet de nombreuses contradictions de la part de différents anatomistes et que, en dépit de très sérieux travaux, il trouve encore, à l'heure actuelle, un certain nombre d'opposants. Je veux parler de la pneumatisation sous-cutanée des Oiseaux, pneumatisation poussée fort loin dans un certain nombre de types, plus restreinte dans beaucoup d'autres et totalement absente chez un grand nombre d'individus.

Variable dans son développement, cette pneumatisation l'est aussi dans la nature des lacunes qu'elle développe sous la peau des Oiseaux, formant de vastes poches chez les uns (*Flamant rose*), ou un lacis très serré de fibres conjonctives chez les autres (*Pélican*).

Ceci dit, nous allons en commencer l'histoire.

DE LA PÉNÉTRATION DE L'AIR EN DES LACUNES SOUS-CUTANÉES.

Il y a déjà fort longtemps que Méry a signalé, chez le Pélican, la présence de l'air sous la peau de cet animal (1). Hunter en 1772, puis Schneider en 1804 (2) confirmèrent son observation, mais depuis cette époque de nombreux et très sérieux travaux, ayant trait à l'étude de l'appareil respiratoire des Oiseaux, avaient sinon mis ce fait en doute du moins l'avaient considéré comme exceptionnel. Ainsi, pour tous les auteurs, l'extension des sacs aériens était limitée aux seuls diverticules sous-musculaires à membrane propre.

Cependant M. le professeur A. Milne-Edwards (3), ayant repris cette question, établit, d'abord, d'une façon irréfu-

(1) Méry, *Hist. de l'Acad. d. sc.*, t. I, p. 151.
(2) Schneider, *Vermischte Abhandl.*, Berlin, p. 137.
(3) A. Milne-Edwards, *Observat. sur l'app. resp. de quelques oiseaux* (*Ann. des sc. nat.*, 1865, p. 135).

table le bien fondé de l'observation de Méry. Il constata, lui aussi, l'existence d'un réseau conjonctif sous-cutané chez le Pélican, établissant même que l'emmagasinement de l'air en ces lacunes pouvait atteindre 10 litres.

D'accord avec des observations semblables faites par Owen (1), il signala l'existence de faits analogues chez le *Fou de Bassan* et le *Kamichi.*

A la vérité il n'y a pas identité dans le dispositif anatomique de ces deux êtres. Chez le premier les cavités pneumatiques sous-cutanées sont parfaitement délimitées et ne présentent pas, comme chez le Pélican, un lacis de tissu conjonctif. Chez le second, on trouve un réseau cellulaire très serré autour du tronc et jusqu'aux extrémités des ailes, de la tête et des doigts des pieds.

Plus tard encore le même auteur (2) décrivit, chez le *Marabou du Sénégal* (*Argala Dubia*), d'abord de grands réservoirs aériens sous-cutanés, à la base du cou, sur lesquels l'oiseau repose son crâne lorsqu'il fait rentrer sa tête entre les épaules, puis un réseau aérifère compris entre la peau et les muscles des ailes jusqu'à l'extrémité de la main; enfin, des lacunes du tissu cellulaire allant jusqu'à l'extrémité des os du pied où le métatarsien est creux.

Après avoir signalé, en outre, l'existence de trous pneumatiques très développés dans les os du métacarpe et du métatarse aussi bien que dans les phalanges de l'aile et de la patte chez diverses espèces de Calaos, il établit définitivement d'après M. R. Germain que chez un *Calao bicorne* les téguments sont séparés des muscles par une telle couche d'air qu'ils ne semblent adhérer au corps qu'à la tête et à la queue. Enfin, en 1884, il donna une description complète de ce système aérien chez le *Buceros Rhinoceros* (3).

(1) Owen, *Proceedings of zool. Soc.*, part. I, 1831, part. III, 1835 et *Transact. of zool. Soc.*, I, p. 117, 1832.

(2) A. Milne-Edwards, *Note add. sur l'app. resp. des oiseaux* (*Ann. des sc. nat.*, VII, 1867, p. 7).

(3) A. Milne-Edwards, *Compt. rend.*, 1884, t. 99, p. 833.

Après les observations si consciencieuses de MM. A. Milne-Edwards et Owen il n'était plus possible de nier l'existence d'un réseau aérifère sous-cutané.

D'autre part, M. Boulart (1) avait décrit des sacs cervicaux d'origine pharyngienne chez le *Marabou*, le *Fou de Bassan*, et M[lle] Fanny Bignon, en étudiant ce système cervico-céphalique, signale en de nombreux points de son travail l'existence de poches diffluentes sous la peau de nombreux oiseaux et d'origine également pharyngienne.

Cependant si, nous reportant à ce fait signalé autrefois par Natalis Guillot (2) et que j'ai vérifié moi-même que dans le Paon — et beaucoup d'autres oiseaux du reste — aux vésicules axillaires se trouvent annexées un certain nombre de petites poches débordant sur les côtés du muscle pectoral et s'étalant sur les faces latérales du thorax; nous supposons que ces poches se développent beaucoup plus, il ne nous semblera pas plus illogique d'admettre l'existence de poches sous-cutanées que de diverticules sous-musculaires.

Aussi bien les faits, qui sont plus éloquents que tous les raisonnements déductifs, vont nous prouver, d'après ces recherches anatomiques, que la pneumatisation sous-cutanée est un fait beaucoup plus fréquent qu'on ne l'a cru jusqu'à ce jour.

Pour éviter l'objection que l'on eût pu me faire d'avoir provoqué des ruptures en injectant l'animal, ruptures qui eussent mis les sacs aériens en rapport avec le tissu conjonctif sous-cutané, j'ai disséqué ces individus insufflés d'air seulement, ne me servant de l'injection que comme contre-épreuve.

Pneumatisation sous-cutanée du Flamant. — De tous les oiseaux que j'ai pu disséquer, le Flamant est incontestablement un des mieux doués au point de vue de l'appareil pneumatique. L'insufflation de l'animal, en effet, double le

(1) Boulart, *Journal de l'anat. et de la physiol.*, 1879, t. XVIII, p. 467.
(2) Nat. Guillot, *loc. cit.*, p. 54.

volume du cadavre, et lorsque après avoir plumé celui-ci on le gonfle en injectant de l'air par la trachée on voit la peau se détacher du corps qui se trouve bientôt disparaître au milieu d'un épais matelas aérien.

C'est ainsi que la face postérieure du cou, les épaules, la surface médiane du dos, la face postérieure des ailes et la face interne du bras et de la main sont les seules parties où l'air ne se répande pas sous la peau. Sur la face antérieure du cou s'étale donc un large coussin s'étendant jusqu'à la 6e vertèbre cervicale. Cette poche qui contient la trachée et l'œsophage est volumineuse à sa base interclaviculaire et va en s'amincissant vers la partie antérieure du cou.

Je me demande même si l'ingestion volontaire, de la part de l'animal, d'air à l'intérieur de cette poche, ne lui serait pas un adjuvant lui permettant, dans le vol, d'avoir le cou maintenu allongé et rigide, économisant ainsi le travail des muscles cervicaux.

Cette poche sous-cutanée précervicale communique avec une large lacune présternale quadrangulaire s'étendant sur la face médiane de la poitrine, et recevant l'air de deux autres lacunes latérales en relation avec d'énormes poches axillaires, dérivant des diverticules extrathoraciques du sac claviculaire. Dérivant encore de ceux-ci, par le saccule sous-omoplatique, se trouvent deux lacunes dorsales remontant en arrière de l'épaule sur les faces latérales du dos de l'animal.

Sur l'abdomen, maintenant se voit une lacune volumineuse tirant son origine des diverticules post-fémoraux des sacs abdominaux, tandis que la face externe de la cuisse et les régions sacrée et coccygienne sont occupées par des lacunes sous-cutanées d'origine préfémorale.

Je dois ajouter du reste que la pneumatisation squelettique est fort grande, que seuls les os de l'avant-bras, de la main, de la jambe et du pied sont médullaires.

Ainsi, chez les Phœnicoptères, l'air se répand dans des poches sous-cutanées analogues à celles du Fou de Bassan, et non dans les mailles d'un tissu conjonctif aérifère.

Il en est de même chez la *Frégate* (*Tachypetes aquila*) où, comme l'on sait — d'après des observations déjà anciennes — tous les os sont pneumatiques, sauf les phalanges des pattes (1), et où j'ai trouvé de longues poches d'origine claviculaire suivant toute la longueur de l'aile.

Le *Phaéton à brins blancs* (Paille en queue) m'a présenté un dispositif analogue, mais l'air ne pénétrait pas jusqu'à l'avant-bras, les poches se trouvant groupées autour de l'articulation scapulo-humérale et sur les côtés du thorax.

Dans la *Mouette à tête noire* on trouve aussi de petites poches à la partie antérieure du dos.

Du *Fou de Bassan* je ne dirai rien, les auteurs qui se sont occupés de la pneumatisation sous-cutanée des oiseaux ayant presque tous disséqué cet animal et M[lle] Fanny Bignon en ayant donné récemment une description à laquelle je n'ai rien à ajouter (2).

Des faits analogues ont été observés aussi chez les *Albatros*, les *Condors*, les *Urubus*, nous avons pu recueillir des observations semblables dans le *Héron*, mais ici les faces latérales du thorax et de l'abdomen sont recouvertes par une couche de tissu conjonctif aérifère qui ressemble plus spécialement à celui du *Toucan* que nous examinerons un peu plus loin.

Le groupe des Cigognes est aussi fort intéressant à ce seul point de vue.

Cigogne blanche. — Après avoir écorché soigneusement une *Cigogne blanche* (*Ciconia alba*) on voit, autour de l'articulation scapulo-humérale, formant presque une seule poche, sur chaque côté de la paroi thoracique, de grosses vésicules aériennes accolées les unes aux autres (3).

Constituant une sorte de bourrelet, on peut voir autour de cette articulation deux poches volumineuses, antérieure et postérieure, celle-ci présente en outre un énorme diver-

(1) H. Milne-Edwards, *Anat. et physiol. comp.*, p. 359, t. II.
(2) Fanny Bignon, *loc. cit.*, p. 58.
(3) Planche III, fig. 1.

ticule s'allongeant à la face inférieure du bras jusque vers le milieu de l'humérus. Les deux poches antérieures, droite et gauche, sont recouvertes en partie par le deltoïde, tandis que les postérieures sont comprimées par les triceps. C'est de la vésicule postérieure que part en longeant le coraco-brachial et le triceps, puis passant au-dessus de l'articulation huméro-cubitale, un diverticule qui se rend à la main.

Enfin, en communication avec ces sacs volumineux de la base du bras, on trouve aussi d'autres vésicules volumineuses sous les muscles trapèze, grand dorsal postérieur et tenseur de la membrane alaire. Ces dernières, à leur tour, sont en communication avec une large poche sous-pectorale, beaucoup plus grande que celle des oiseaux de petit vol, et occupant les deux tiers de la surface du sternum.

Cette aération extra-thoracique occupe donc par rapport au muscle du mouvement alaire une situation toute particulière.

Le même dispositif se retrouve, à peu de chose près, dans la *Cigogne évêque*.

Chez la *Cigogne maguari*, j'ai trouvé des poches semblables, mais présentant une extension sous le muscle transversal des côtes de chaque côté, ainsi considérablement distendu. Pourvues d'une membrane propre, encore que fort mince, on peut apercevoir à travers leur épaisseur les côtes protégées par une sorte de matelas d'air. Les différentes couches musculaires de l'abdomen se trouvent aussi séparées par des coussins aérifères.

Ainsi, chez cet animal, outre un réseau aérifère sous-cutané, l'on voit un réseau sous-musculaire s'étendant du sac claviculaire à l'extrémité postérieure de l'abdomen.

A côté de ces différents types si intéressants, je placerai l'*Opisthocôme Hoazin* pourvu d'un jabot volumineux et sous lequel le sac claviculaire envoie un large coussin aérien le séparant du thorax; enfin je puis aussi citer l'*Eurystomus afer* (Leith.), qui est pourvu d'une très puissante aération sous-cutanée.

Aération du Ramphastus carinatus. — Le *Toucan* que j'ai également eu l'occasion de disséquer mérite une mention spéciale, car il affirme les observations de MM. A. Milne-Edwards et Owen.

Le long du cou, sur les faces thoraciques et abdominales, tapissant aussi le fourreau peaucier de l'aile et de la cuisse se trouve un lacis extrêmement fin de fibres conjonctives. Entre les couches musculaires de l'abdomen se glisse encore une trame aérifère protégeant la cavité péritonéale d'un matelas d'air.

Le réseau sous-cutané nous a semblé particulièrement intéressant; il y a là, en effet, deux sortes de dispositions : d'une part, avoisinant l'articulation de l'épaule, on voit s'étendre sur la partie antérieure comme sur la partie postérieure du thorax des sortes de poches diffluentes à membrane propre, bien qu'excessivement mince.

Au contraire, au voisinage de l'articulation fémorale et sur les faces antérieures et postérieures de l'abdomen et de la partie inférieure du thorax, se trouve seulement ce lacis de fibres conjonctives dont j'ai parlé. Le point par où l'air pénètre dans ces lacunes est situé dans ce cas au niveau de l'insertion du grand fessier sur le sacrum, au bord de cet os.

Cette trame est excessivement fine, du reste qu'il me suffise de dire qu'une injection au bleu d'outremer s'est trouvée complètement décolorée en traversant ce réseau, alors qu'elle ne l'est pas sensiblement en passant au travers d'un linge fin.

Les muscles du dos, le grand dorsal par exemple, se trouvent pour ainsi dire compris entre deux couches d'air, recouvrant du tissu lacuneux aérifère alors qu'un tissu semblable les sépare encore de la peau.

Dans l'*Epimachus speciosus* j'ai relevé aussi de petits diverticules sous-musculaires.

Dans la *Cresserelle* j'ai déjà eu l'occasion de signaler le grand développement des diverticules sous-musculaires

avoisinant l'articulation de l'épaule; nous allons retrouver un dispositif semblable, bien que considérablement plus développé, chez le *Pygargue commun.*

Pygargue ordinaire. — Au-dessous du diverticule sous-pectoral, sortant du sac claviculaire, par un trou situé entre le sternum et la clavicule, émane un saccule qui, après s'être étalé sous le prolongement sous-pectoral et sur le sternum, déborde du muscle sur la face latérale du thorax. Ce diverticule fournit des prolongements aérifères sous les muscles grands dorsaux, deltoïde, trapèze, sous-épineux et se continue entre le biceps et le triceps, entre le court pronateur et le long fléchisseur du carpe (1)

Sur son trajet il fournit des gaines aérifères à la base des plumes de l'aile — comme le fait a été observé par M[lle] Bignon chez *Cathartes atratus* (2) — gaines qui ne s'ouvrent en aucune façon dans les lumières des plumes elles-mêmes, *mais qui doivent leur fournir un très solide point d'appui.*

Autour du cou, jusque vers la deuxième vertèbre cervicale, se développe une autre large poche venant se jeter dans les diverticules dorsaux. Sous les fessiers, les muscles sacro-fémoraux, s'étalent aussi de larges coussins aérifères qui se prolongent sous le triceps. De plus, autour de l'articulation coxale, dans l'angle de la cuisse et de l'abdomen, se trouve du tissu conjonctif aérifère, s'étendant de l'attache sternale de la dernière côte à l'extrémité postérieure de l'os des îles.

Conclusion. — *La pneumatisation sous-cutanée et intermusculaire des oiseaux est donc un fait, non seulement démontré, mais encore beaucoup plus fréquent qu'on ne l'a cru jusqu'à ce jour.*

Je crois avoir démontré cette assertion par les divers exemples que j'ai eu l'occasion de décrire : le *Flamant rose*, le *Frégate*, le *Phaéton à brins blancs*, le *Mouette à tête*

(1) Planche III, fig. 2, *D. A.* Planche I, fig. 2.
(2) Fanny Bignon, *loc. cit.*, pl. I, fig. 1.

noire, les *diverses Cicognes*, les *Toucans*, le *Pygargue*, etc...

Me réservant de revenir sur ce fait que ce mode de pneumatisation doit répondre à une fonction spéciale chez les individus qui le présentent, je me contenterai, pour le moment, de faire remarquer *qu'un certain nombre d'entre eux sont doués à un très haut degré de la faculté de voler à voiles.*

VARIATIONS DE VOLUMES ET DE RAPPORTS DES RÉSERVOIRS AÉRIFÈRES DES OISEAUX.

Dans cette étude comparative, nous examinerons d'abord comment se comportent les différents groupes ornithologiques au point de vue de l'appareil aérien, quitte à montrer d'un coup d'œil général les modifications de chacun des sacs dans toute la série de ces êtres.

PALMIPÈDES.

On sait déjà que chez ces oiseaux la pneumatisation squelettique est fort peu développée.

Jacquemin (1) avait autrefois remarqué que l'*Aptenodytes* et le *Sphénisque du Cap* étaient même dépourvus de toute aération osseuse.

Owen (2), dans le *Pingouin brachyptère*, avait relevé la même observation.

J'ai pu noter, moi-même, que dans le Macareux (*Mormon fratercula*), les os ne sont pas pneumatiques.

Macareux. — Du reste, *si les* Palmipèdes *ont*, *la plupart du temps*, *un squelette peu aérifère*, *ils n'en présentent pas moins un très grand développement de leur appareil vésiculaire*, et ce même Macareux à squelette plein et à diverticule aérifères fort petits possède des sacs énormes.

Le *réservoir claviculaire* dont j'ai eu l'occasion de signaler plus haut le grand développement présente trois lobes qui

(1) Jacquemin, *Mémoire sur la pneumaticité des oiseaux*, p. 318.
(2) Owen, *Todd's Cyclop. of Anat.*, t. I, p. 343.

proéminent dans la fourche coracoïdienne ; l'un, médian, très volumineux, se porte en avant sur la face inférieure du cou ; les deux autres, latéraux, se portent de chaque côté et en arrière, ils sont d'une largeur telle qu'ils se rejoignent sur la ligne médiane postérieure.

Les *sacs diaphragmatiques* sont aussi très volumineux, surtout les *réservoirs postérieurs* qui, s'étendant très en arrière, appliquent leur face interne contre la face externe des *sacs abdominaux*.

Quant à ceux-ci, ils sont énormes, et présentent une asymétrie frappante, la poche droite étant beaucoup plus petite que la poche gauche. Le lobe droit du foie est complètement recouvert par le sac aérien correspondant, quant au lobe gauche, il se trouve placé entre les deux vésicules abdominales.

Passant sur la face ventrale du sac diaphragmatique correspondant et occupant un volume considérable en avant des anses intestinales, on voit partir de la vésicule gauche un large diverticule. Cette vésicule semble ainsi divisée en deux parties : l'une, considérable, à la face ventrale de la masse intestinale ; l'autre, relativement petite, s'ouvrant dans la grande par un orifice elliptique.

Quant aux diverticules sortant de la cage osseuse, ils sont très petits.

D'abord, les réservoirs cervicaux, qui sont, eux-mêmes, fort restreints, n'ont pas de prolongements sous les muscles « longs postérieurs du cou ».

Les diverticules sous-pectoraux et huméraux, bien que représentés, sont excessivement petits et les saccules sous-omoplatiques n'existent pas.

Il est bien intéressant de constater en passant, que chez cet oiseau nageur et plongeur l'appareil vésiculo-aérifère semble se borner à jouer le rôle de flotteur, sans fournir de diverticules intra-osseux ou même de prolongements sous-musculaires.

Dans sa mission à l'île Campbell, M. le professeur Henri

Filhol ayant eu l'occasion de recueillir un certain nombre de Manchots fit avec beaucoup de soin une excellente description de l'anatomie de ces oiseaux (1).

En ce qui concerne l'appareil aérifère seul, il note que les réservoirs abdominaux ne présentent pas ici de prolongements fémoraux, que la pneumaticité squelettique est très faible et que les sacs diaphragmatiques postérieurs ont un volume double de celui de leurs congénères antérieurs. Ainsi que l'on peut s'en rendre compte, la description que j'ai donnée plus haut des organes pneumatiques du Macareux corrobore celle de cet éminent anatomiste.

Les *Colymbidés* m'ont fourni comme type d'étude les *Grèbes*, et entre autres le *Podiceps cristatus* (L.).

Grèbes. — Ici, encore, les *sacs cervicaux* sont fort restreints, mais l'aération squelettique est un peu plus grande que dans les Impennes.

Les réservoirs diaphragmatiques postérieurs sont aussi beaucoup plus grands que les antérieurs.

Par tous ces caractères, les Grèbes affectent une grande ressemblance dans leur appareil aérien avec les autres Palmipèdes.

Mais leurs *sacs abdominaux* sont petits, post-intestinaux, appliqués contre les parois dorsales et ressemblent d'une façon frappante à ceux de la Foulque que nous étudierons plus loin en parlant des Rallidés.

Du reste, les vésicules axillaires sont assez volumineuses chez les Grèbes et je ne puis m'empêcher, dès maintenant, de rappeler que si ces animaux ont des diverticules aérifères sous les muscles de l'aile, ce ne sont pas seulement des oiseaux plongeurs, mais qu'ils volent souvent et avec une grande facilité — leur humérus, toutefois, est médullaire.

Si nous passons, maintenant, au groupe des *Lamellirostres*, nous nous arrêterons en première ligne à l'examen du *Flamant* (*Phœnicopterus antiquorum* L.).

(1) 1885, H. Filhol, *Mission de l'Ile Campbell* (*Anatomie des manchots*, t. III, 2e part., p. 317).

Outre la pneumatisation sous-cutanée et sous-musculaire, dont j'ai déjà fait mention, nous verrons que le *sac claviculaire* ne présente plus, comme dans le Macareux, trois lobes proéminents dans la fourche coracoïdienne. Il offre, par contre, un *diverticule précardiaque*, or, *ce fait est rare* dans l'ordre des *Palmipèdes*.

De plus, *les sacs diaphragmatiques postérieurs qui, dans ce groupe, ne dépassent jamais la dernière côte, comme limite postérieure*, débordent ici franchement de la cage thoracique, ce caractère rapprocherait les Flamants des Cicognes, comme le veut Weldon (1), mais ces sacs postérieurs sont plus grands que les réservoirs diaphragmatiques antérieurs et, de même que chez tous les Lamellirostres, les réservoirs abdominaux sont ici très nettement pré-intestinaux.

Dans l'*Oie Cravant* (*Bernicla brenta*), le *Cygne* (*Cygnus olor*), le *Canard sauvage*, le *Canard tadorne* (*Anas tadorna*), etc... — en un mot chez les *Lamellirostres*, bons volateurs, les *diverticules sous-pectoraux* du sac claviculaire sont fort larges et *offrent insertion à de nombreuses fibres élastiques des muscles moteurs de l'aile*. En outre, la face postérieure du cou montre sous les muscles de cette région de larges coussins aérifères, *assez irrégulièrement disposés*, du reste, comparativement à ceux des *Rapaces* et des *Totipalmes* même.

Enfin, les réservoirs diaphragmatiques postérieurs y sont beaucoup plus grands que les antérieurs dont ils sont séparés par une cloison normale au plafond pulmonaire.

Mais, les *Hàrles* nous présentent une disposition sensiblement différente de celle que nous venons de voir dans l'appareil diverticulaire.

Les vésicules axillaires y sont fort petites, les prolongements postérieurs n'existent pas ; de plus, le squelette est excessivement peu pneumatisé, l'*humérus*, *le sternum*, *le fémur sont pleins*, or, *après les vertèbres ce sont les derniers os qui restent médullaires*.

(1) Weldon, *On some point of the Anatomy of Phœnicopterus and its allies*, in *Proceed. Zool. Soc. London for* 1883, p. 638-652, t. LIX-LX.

Cependant, j'ai observé dans l'*Oie de Magellan* (*Bernicla magellanica*) un fait intéressant et qui mérite une mention spéciale.

Oie de Magellan. — Chez cet animal, en découvrant la cavité péritonéale, c'est-à-dire en dégageant l'abdomen des couches musculaires qui le recouvrent, on distingue d'abord une poche énorme proéminant à gauche sur les vésicules aérifères abdominales et au travers de laquelle on aperçoit le gésier.

Cette poche de forme très irrégulière est soudée aux réservoirs abdominaux par des brides de tissu conjonctif excessivement minces. En l'isolant avec précaution des organes avec lesquels elle est en rapport, on voit qu'elle recouvre tout le gésier sur lequel elle forme un vaste coussin d'air, recouverte en avant par la partie postérieure et médiane du sternum, débordant un peu la face inférieure du foie et pourvue sur sa face interne de nombreux petits diverticules courts et larges.

Le réservoir abdominal gauche est beaucoup plus petit que son congénère du côté droit : chez tous les deux la forme est assez régulière présentant l'aspect d'une grosse larme batavique ; ces deux sacs s'accolent sur la ligne médiane et recouvrent complètement la face inférieure de la masse intestinale. Tout d'abord, je crus que le diverticule du gésier était une dépendance du sac abdominal gauche, mais quel n'a pas été mon étonnement en voyant que ce diverticule restait gonflé par l'air, alors même que j'avais ouvert ce sac abdominal.

Du reste, je fus bientôt amené à voir qu'il provenait du réservoir diaphragmatique postérieur gauche dont il naissait par une large boutonnière (1 cent. 1/2), dans le diaphragme thoraco-abdominal.

Ce muscle présentait, aussi, des rapports sensiblement différents de ceux que nous lui avons trouvés chez les autres oiseaux.

Ainsi, ne recouvrant pas cette vésicule du gésier, il formait deux plans disséquables. L'un, en rapport avec la face abdo-

minale du sac diaphragmatique postérieur gauche, l'autre, se portant vers la membrane péritonéale du gésier et passant sous forme d'aponévrose très mince entre cet organe et le saccule aérifère.

Donc, chez l'*Oie de Magellan*, *le sac diaphragmatique postérieur gauche présente un diverticule abdominal considérable*.

Frégate. — Dans le groupe des *Totipalmes*, le *Pélican* a déjà été étudié par M. A. Milne-Edwards et plusieurs autres auteurs de même que le *Fou de Bassan* (1), et je n'insisterai pas, ayant déjà eu l'occasion de signaler leur aération sous-cutanée.

Mais la *Frégate* (*Tachyptes aquila*) que j'ai disséquée mérite, incontestablement, de fixer notre attention.

Outre la pneumaticité intermusculaire que j'ai signalée dans cet animal et qui fournissait des coussins aérifères aux muscles releveurs de l'aile : grands dorsaux, trapèze, deltoïde, outre ses poches aérifères sous-cutanées, diffluentes sur les faces latérales du thorax et sur le dos, nous trouvons *ici un énorme diverticule sous-pectoral s'étendant jusque vers le cinquième postérieur du sternum et descendant jusqu'à la crête du bréchet*.

Ici encore, les muscles du mouvement alaire sont donc pourvus de larges coussins pneumatiques, et le petit muscle pectoral est encore muni sur toute sa surface interne d'un diverticule aérifère.

Les *sacs cervicaux* envoient, en outre, six saccules *symétriques* postcervicaux allant de la troisième à la neuvième vertèbre; *inversement aux animaux étudiés jusqu'ici, où ces saccules étaient dissymétriques* et au nombre de quatre seulement.

Le *sac claviculaire* présente un large diverticule précardiaque; les sacs abdominaux, relativement petits, ressemblent assez comme forme, comme volumes et comme rapports

(1) A. Milne-Edwards, Owen, Schneider, Fanny Bignon.

à ceux des Rapaces; enfin le squelette est pneumatisé au maximum, les seuls os du métacarpe restant médullaires.

Phaéton à brins blancs. — Bien que la pneumatisation squelettique ne soit pas poussée aussi loin chez le *Paille en queue* (*Phaëton æthereus*), ce n'en est pas moins un oiseau très aérien.

Chez lui les *réservoirs cervicaux* fort larges envoient des prolongements à la face postérieure du cou, au nombre de quatre, symétriques. Deux grands, postérieurs, occupant la longueur de trois vertèbres, deux petits, antérieurs.

Le *sac claviculaire* est énorme et présente des prolongements sous-pectoraux fort larges fournissant eux-mêmes, à leur origine, un petit diverticule qui s'applique sur le muscle petit pectoral.

Un deuxième diverticule extra-thoracique de ce sac, naissant au devant de l'extrémité inférieure de la première côte, fournit l'aération intermusculaire ou sous-cutanée que j'ai notée chez cet animal.

Ici, pas de diverticule précardiaque, mais le sternum recouvre la face inféro-postérieure du sac claviculaire et présente un trou pneumatique sur la ligne médiane du bréchet. *Cependant, en arrière du cœur, le diverticule postcardiaque du sac claviculaire se développe entre les sacs diaphragmatiques et le péricarde de façon à accoler ses deux expansions latérales sur la ligne inférieure médiane, enveloppant ainsi ce cœur d'une couche d'air.*

Comme chez les autres Palmipèdes les *sacs diaphragmatiques antérieurs* sont beaucoup plus petits que les *réservoirs postérieurs* et séparés d'eux par une cloison perpendiculaire aux poumons.

Les *réservoirs abdominaux* sont de forme très tourmentée et, comme chez la Frégate, soulèvent entre eux plusieurs anses intestinales.

Mouette à tête noire. — Dans le groupe des Laridés, la *Mouette à tête noire* nous montre aussi sur les faces latérales du thorax un réseau conjonctif aérifère gagnant la face su-

périeure du dos et les côtés de l'abdomen en avant de l'articulation coxo-fémorale.

Au voisinage de l'épaule, se trouvent quelques poches minces et plates, émanées des vésicules axillaires, s'étalant sous les muscles *grands dorsaux* et *transversaux*.

Toujours dépendant des vésicules de l'aisselle, un autre *diverticule émane du saccule sous-pectoral à son origine et s'étale sur toute la surface du petit pectoral* en le séparant du grand.

Le sternum comme dans le *Paille en queue* présente un trou pneumatique antérieur à la face interne du bréchet; il est aéré, latéralement, en outre, par les diverticules costaux du sac claviculaire.

Les *réservoirs diaphragmatiques* nous présentent quelques particularités intéressantes aussi. C'est ainsi que chez eux la cloison intersacculaire est très oblique d'avant en arrière et de dehors en dedans, en sorte que les sacs diaphragmatiques postérieurs ne se rejoignent pas en arrière du cœur sur la ligne médiane interne du sternum.

Les sacs diaphragmatiques postérieurs s'étendent, en outre, beaucoup en arrière des dernières côtes, *notamment le sac droit*, au rebours de ce qui se passe chez les autres oiseaux.

Les *sacs abdominaux* recouvrant la face antérieure de la masse intestinale sont accolés sur la ligne médiane. Ils sont *multiloculaires et asymétriques*, le réservoir de gauche étant plus grand que celui de droite. Cette asymétrie compense donc celle des réservoirs diaphragmatiques.

Quant à la pneumatisation squelettique, bien qu'elle soit développée dans les vertèbres, le sternum et même les côtes et les os du bassin, elle ne s'étend pas à la clavicule ni à l'humérus qui est fort long et fort mince.

Hans Strasser a relevé des observations semblables dans les *Hirondelles de mer*.

Dans le groupe des *Procellariens* je n'ai pas eu l'occasion de disséquer de types, mais M. le Dr Maurice Cazin a donné

une bonne description de l'appareil aérien du *Pétrel géant* (*Ossifraga gigantea* Gm.,) il y a quelques années (1).

Entre autres choses, je vois qu'il signale ici un sac claviculaire non proéminent au dehors de la cage thoracique en même temps que des sacs diaphragmatiques postérieurs, thoraco-abdominaux et beaucoup plus grands que leurs congénères antérieurs.

Ces caractères rapprochent beaucoup cet animal des Totipalmes grands volateurs.

Caractères généraux de l'appareil aérifère des Palmipèdes. — Des recherches précédentes nous sommes en droit de tirer plusieurs conclusions.

Dans le groupe des Palmipèdes, la pneumatisation squelettique qui n'existe pas chez les *Impennes* et les *Alcidés* apparaît et se développe chez les *Lamellirostres*.

Elle atteint son maximum chez les *Totipalmes*, où les animaux étudiés présentent une pneumaticité osseuse, sous-musculaire et sous-cutanée très considérable.

Cette aération squelettique paraît enfin rétrograder dans les Laridés où persiste encore la pneumatisation sous-cutanée et intermusculaire.

Chez tous les *Palmipèdes*, sauf les *Impennes* et les *Alcidés*, les *sacs cervicaux* sont fort larges et montrent de volumineux diverticules.

Chez tous, le *sac claviculaire* est développé et sans diverticule précardiaque, d'une façon générale.

Dans cet ordre les *sacs diaphragmatiques postérieurs sont plus grands que les antérieurs* et leur cloison de séparation est normale au plafond pulmonaire, sauf dans les Laridés où cette cloison est oblique.

Enfin les *sacs abdominaux* y sont *préintestinaux*, excepté chez les *Totipalmes* où ils soulèvent quelques anses du tube digestif.

(1) 1885, Maurice Cazin, *Observations sur l'anatomie du pétrel géant* (*Biblioth. de l'Éc. des H.-Ét.*, section des sciences naturelles, t. XXXI, art. 9, p. 11 et 22).

ÉCHASSIERS.

Aux groupes des *Charadridés* et des *Scolopacidés* correspondent un certain nombre d'animaux à pneumaticité squelettique faible.

Dans la première famille l'*Œdicnème criard* (*Œdicnemus crepitans*) et le *Vanneau* (*Vanellus cristatus*) ont les humérus médullaires.

Chez le Vanneau, en outre, j'ai constaté l'absence de diverticules supracervicaux, en même temps que l'existence d'un *petit diverticule précardiaque du sac claviculaire* sous l'origine antérieure du sternum.

Les *sacs diaphragmatiques*, à peu près égaux, ont un volume total égalant à peu près le cinquième de l'aération générale et les *sacs postérieurs*, séparés des *réservoirs antérieurs* par une cloison oblique d'avant en arrière et de bas en haut, proéminent fortement dans l'abdomen en arrière de la dernière côte.

Les *réservoirs abdominaux* sont recouverts sur leur face ventrale par les anses de la masse intestinale et soulèvent le gésier sur lequel ils ne se replient aucunement.

Dans la famille des *Scolopacidés*, Hunter avait signalé autrefois la faible aération osseuse chez la *Bécasse*, où l'humérus et le fémur sont médullaires (1).

J'ai relevé la même observation dans la *Bécassine* (*Gallinago media*), le *Corlieu* (*Numenius phœopus*), la *Barge* (*Limosa rufa*).

Barge. — Chez ce dernier animal les *sacs cervicaux* assez larges présentent de petits diverticules à la face postérieure du cou.

Le *réservoir claviculaire* envoie des prolongements souspectoraux petits et montre un diverticule *précardiaque* qui, bien que recouvrant le cœur, n'aère pas le sternum qui est plein.

(1) Hunter, *Œuvres complètes;* Owen, *loc. cit.*

De chaque côté du cœur, et naissant du sac claviculaire par un trou situé entre l'artère et la veine sous-clavière, se trouve aussi un diverticule latéral bien développé s'étendant dans le thorax sur les côtés du sternum, entre les sacs diaphragmatiques et le diverticule précardiaque, jusqu'à l'insertion de la dernière côte.

Chez la Barge, comme dans les *Chevaliers* et les *Bécasses*, *les sacs abdominaux sont sous-intestinaux*, *ce sont aussi les premiers individus de l'ordre dans lesquels nous trouvons un développement un peu considérable des diverticules précardiaque et costaux du sac claviculaire.*

Spatule, *Ibis*. — Dans la famille des *Ardéidés* nous voyons se développer considérablement la pneumatisation squelettique et intermusculaire.

Étudiés chez les *Ibis* (*Ibis religiosa*, *Ibis rubra*) et chez la *Spatule* (*Platalea leucorodia*), les réservoirs aérifères présentant une analogie frappante aux points de vue des volumes respectifs et de la disposition anatomique de ces organes.

Les *sacs cervicaux*, fort volumineux, envoient à la face postérieure du cou de puissants diverticules sous les muscles de cette face et le long ligament releveur que j'ai décrit chez ces oiseaux (1).

Le *sac claviculaire* montre ici des diverticules costaux fort larges qui présentent une courte évagination sortant de la cage thoracique faisant saillie entre la première côte, la clavicule et le sternum. Chez les *Ciconiadés* nous verrons ce diverticule se développer sous les muscles du vol.

Les *sacs diaphragmatiques* symétriques, à cloisons obliques, sont fortement proéminents dans l'abdomen où les *vésicules abdominales*, post-intestinales, sont également symétriques. Le fémur y est médullaire, mais les différentes couches musculaires de l'abdomen sont séparées par des lacunes aérifères.

(1) Georges Roché, *Bullet. de Soc. philom.*, Paris, 1889.

Cette similitude de rapports et de volumes des sacs aériens nous a paru intéressante à signaler chez ces deux animaux si voisins au point de vue zoologique.

Nous savons qu'un autre animal, le *Héron* (*Ardea cinerea*), est pourvu d'une large aération sous-cutanée.

Nous savons aussi que dans le groupe des *Ciconiadés* dont MM. Schneider, Owen, A. Milne-Edwards, Boulart et Strasser (1), ont étudié quelques animaux et dans lequel j'ai disséqué la Cigogne blanche, la Cigogne Maguari et la Cigogne évêque, l'aération intermusculaire est poussée fort loin.

Cigognes. — Mais ces oiseaux présentent aussi une assez grande analogie de rapports et de volumes sacculaires.

Chez tous les *sacs cervicaux* sont très développés et cloisonnés; les diverticules qu'ils envoient à la face postérieure du cou s'étendent, au nombre de six paires, de la deuxième à la cinquième vertèbre. Dans la région dorsale, aussi, cinq paires de diverticules se développent sous les muscles post-vertébraux.

Le *sac claviculaire* à diverticules nombreux et sur lesquels nous ne saurions revenir ne montre pas de saccule précardiaque, mais il s'étend fort loin dans la cavité thoracique.

Le prolongement sous-pectoral est fort volumineux et reçoit dans sa membrane très résistante des filets d'insertion très solides, des muscles pectoral et coraco-brachial.

Les *réservoirs diaphragmatiques* à cloison très oblique sont relativement petits; les antérieurs semblent chevaucher les postérieurs qui s'étendent fort loin dans l'abdomen.

Enfin, les *réservoirs abdominaux* sont postintestinaux et aèrent les vertèbres sacrées et coccygiennes, en même temps qu'ils donnent de larges diverticules sous les muscles moteurs des pattes.

A côté de ces faits généraux, je dois dire que dans la

(1) Schneider, *Marabou;* Owen, *Idem;* A. Milne-Edwards, *Tantale Ibis* et *Marabou;* Boulart, *Marabou, Cigogne blanche;* Strasser, *Jabiru* (*Mycteria senegalensis*).

Cigogne maguari (*Ciconia americana*) *j'ai vu l'air émané du sac claviculaire pénétrer dans la cellule hépatique.*

Ici, en avant du cœur et entre les sacs diaphragmatiques, le foie est enveloppé dans une cellule aérienne de deux loges à cloison incomplète qui repose sur la face abdominale et antérieure du péritoine.

Foulque. — Dans *les Rallidés* j'ai étudié *la Foulque* (*Fulica atra*), animal plongeur, dont le mode de vie est par conséquent bien différent de celui des individus étudiés jusqu'ici, nous allons voir que son appareil aérifère ne ressemble pas non plus à celui des oiseaux précédents.

Les poumons sont ici très allongés, à leur partie inférieure ils sont libres dans la cavité thoracique et ne montrent pas une incrustation des côtes, dans leur parenchyme analogue à celle que nous avons toujours observée chez leurs congénères.

Les *sacs cervicaux* petits n'ont pas de diverticules post-cervicaux.

Le *réservoir claviculaire*, faisant autour de la trachée, dans la fourche coracoïdienne, trois saillies analogues à celles que nous avons observées chez quelques Palmipèdes, quoique plus petites, nous montre un long diverticule précardiaque très développé en longueur, suivant la ligne médiane interne du sternum.

Les *prolongements costaux*, aussi volumineux que le sac diaphragmatique antérieur, s'étendent de la première côte à la troisième. Quant au diverticule sous-pectoral il est nul.

Les *réservoirs diaphragmatiques* sont très inégaux. Les *antérieurs* ont un volume égalant à peu près quatre fois celui des *postérieurs*. Ils s'étendent de la troisième côte à la septième ; les derniers n'occupant que l'espace compris entre la septième côte et la neuvième, ne se rejoignant pas sur la ligne médiane pulmonaire.

Quant aux *sacs abdominaux* ils sont fort petits, d'un volume égal à celui des réservoirs diaphragmatiques antérieurs, situés de chaque côté de la masse intestinale, à la partie an-

térieure de celle-ci, séparés complètement l'un de l'autre. La cavité abdominale est ici entièrement remplie par le tube digestif, si nous exceptons le petit volume occupé par les *sacs abdominaux* qui ne s'étendent certainement pas plus loin que la moitié de chaque face latérale et qui remontent au contraire dans la cage thoracique.

Comme chez les Palmipèdes plongeurs, la pneumatisation squelettique est ici fort restreinte. Le fémur et l'humérus y sont médullaires ainsi que le sternum et presque tous les os, sauf, peut-être, les vertèbres cervicales et dorsales.

La description que je viens de faire de l'appareil vésiculo-pulmonaire d'une Foulque peut aussi bien s'appliquer à celui de *Gallinula chloropus* Lath., sauf en ce qui concerne les sacs abdominaux.

Ceux-ci affectent, en effet, dans ce dernier animal, des rapports quelque peu différents de ceux de *Fulica atra.*

Ils présentent d'abord une asymétrie frappante, le sac gauche étant plus volumineux que le sac droit. De plus ce sac gauche se développe sur les côtés de l'abdomen et s'intercale même entre la masse intestinale et les parois somatiques de cet abdomen. Enfin les deux réservoirs abdomimaux s'étendent en arrière dans toute la cavité péritonéale.

Mais si, de *Gallinula chloropus*, je passe à *Rallus gularis,* Cuv., on voit alors s'accentuer les caractères que je viens de décrire.

Tout d'abord, je dois dire que les rapports du sac claviculaire restent essentiellement les mêmes, montrant de larges prolongements sous-costaux et un long diverticule précardiaque.

Cependant nous retrouvons de profondes dissemblances dans le reste de l'appareil vésiculaire. C'est ainsi que les *réservoirs diaphragmatiques* sont égaux et séparés de chaque côté par une cloison normale au plafond pulmonaire, caractère qui les rapproche des autres Échassiers et les éloigne des Foulques et des Gallinules.

De plus les sacs abdominaux bien que petits sont égaux et franchement préintestinaux.

Au demeurant, l'aération squelettique n'est pas plus développée dans ce Râle que dans les genres précédents.

Ces quelques *Rallidés* présentent donc d'assez grandes dissemblances avec les autres Échassiers.

Nous retrouvons, il est vrai, chez eux une grande extension des prolongements sous-costaux du sac claviculaire — extension beaucoup plus large, même que celle de leurs homologues chez ces mêmes Échassiers — *mais nous voyons un prolongement précardiaque que nous n'avons pas trouvé chez les Ardéidés, les Scolopacidés, etc.*

Les *réservoirs diaphragmatiques* ne sont égaux que dans le genre *Rallus*. Enfin, les *sacs abdominaux* qui sont postérolatéraux, par rapport à l'intestin, chez *Fulica atra*, tendent à devenir préintestinaux chez *Gallinula chloropus* et le sont franchement dans *Rallus gularis*.

En somme *les Rallidés forment dans le groupe des Echassiers, au point de vue de l'appareil aérifère, une famille bien spéciale, présentant, il est vrai, quelques grands caractères communs à l'ordre entier, mais en différant sous beaucoup de rapports.*

D'autre part, il semble que l'appareil vésiculaire soit aménagé chez les animaux de ce groupe d'une façon conforme à leur mode de vie.

C'est de la sorte que dans les Gallinules et les Foulques, oiseaux plongeurs, il paraît que les vésicules aériennes jouent le rôle de flotteur leur servant, mécaniquement, à reparaître à la surface liquide la tête en avant, le plus grand développement de l'appareil aérien se trouvant à la partie antérieure de la cage thoracique.

Dans les Râles, qui n'ont pas les mêmes habitudes, les sacs abdominaux acquièrent un développement comparable à celui de leurs congénères chez les oiseaux terrestres du groupe des Scolopacidés, par exemple, ils sont alors préintestinaux.

Caractères généraux de l'appareil aérifère des Echassiers. — Chez les Échassiers, nous voyons donc une faible pneu-

matisation squelettique dans les *Charadridés*, les *Scolopacidés*. Cette pneumatisation devient considérable et s'accompagne de lacunes intermusculaires chez les *Ardéidés*. Elle redevient nulle chez les *Rallidés* et reparaît dans le groupe des *Alectoridés*, où le Kamichi a été étudié par M. le professeur A. Milne-Edwards (1).

Chez la plupart les sacs abdominaux sont post-intestinaux, débordant, toutefois, de chaque côté de la masse de l'appareil digestif et restant préintestinaux chez les Scolopacidés et les Rallidés non plongeurs.

Les sacs cervicaux y sont également volumineux, sauf chez les *Charadridés*, les *Scolopacidés* et les *Rallidés*.

Chez tous, le *sac claviculaire* volumineux présente des diverticules costaux considérables dans la cage thoracique et chez quelques-uns seulement un diverticule précardiaque.

Chez tous, enfin, les *sacs diaphragmatiques* sont à peu près égaux — sauf quelques Rallidés — et séparés, de chaque côté, par une cloison oblique.

GALLINACÉS.

C'est sur un genre de cet ordre que Campana a étudié d'une façon si minutieuse l'appareil aérifère (2).

A côté de sa très sérieuse étude, je placerai donc les observations suivantes prises dans différentes familles des Gallinacés.

Pénélopidés, *Hocco d'Albert*. — Dans le groupe des Pénélopidés, le *Hocco d'Albert* (*Crax Alberti*, Fras.) m'a fourni l'objet d'une bonne dissection.

Chez cet animal les *sacs cervicaux* sont assez volumineux, mais n'envoient pas de diverticules à la face postérieure du cou.

Le *réservoir claviculaire* ne proémine pas dans la fourche claviculaire, mais occupe dans la cavité thoracique un volume considérable. Il présente du reste un large prolonge-

(1) A. Milne-Edwards, *loc. cit.*, 1865, p. 137.
(2) Campana, *Physiologie de la respir. des ois.*, Paris, 1875.

ment précardiaque en même temps que de volumineux diverticules sous-costaux, s'étendant de chaque côté de la poitrine jusqu'à la deuxième avant-dernière côte.

Par contre les *vésicules diaphragmatiques* sont petites et à peu près équivalentes, si j'en excepte le sac postérieur gauche qui se prolonge un peu plus loin que son homologue, dans la cavité abdominale.

Les sacs diaphragmatiques *antérieurs* s'étendent de la deuxième avant-dernière à la dernière côte, les sacs *postérieurs* de la dernière côte jusque vers le tiers antérieur de la cavité abdominale.

Celle-ci est occupée par deux vésicules *préintestinales* légèrement asymétriques, celle de gauche étant moins développée que celle de droite. Le gésier est complètement repoussé par ces réservoirs contre les parois somatiques de l'abdomen.

Dans les Hoccos, le fémur est médullaire, mais dans une Pénélope (*Penelope purpurascens*) j'ai trouvé cet os creux, ainsi que l'humérus, qui était déjà pneumatique dans les Hoccos, bien entendu.

Du reste, je dois dire que l'appareil aérifère de cette Pénélope présentait une ressemblance frappante avec ce que je viens de dire de celui des Hoccos, à cette différence près que l'asymétrie des réservoirs abdominaux était moins prononcée.

Ce grand développement du sac claviculaire des Pénélopidés a déjà été vu autrefois par Natalis Guillot dans le Dindon vulgaire (*Meleagris gallopavo L.*). Je l'ai retrouvé moi-même en dehors des deux types dont je viens de parler, chez l'Opisthocôme Hoazin (*Opisthocomus cristatus, Ill.*). Ici encore, les *sacs diaphragmatiques* sont asymétriques, le sac postérieur gauche s'étendant assez loin dans la cavité abdominale.

Quant aux *réservoirs abdominaux*, ils n'envoient pas de diverticules en avant du gésier; ils sont préintestinaux, soulevant, cependant, une anse du tube digestif.

Le squelette est peu pneumatique et l'humérus est médullaire.

Phasianidés. Faisan commun. — Le *Faisan commun* (*Phasianus colchicus L.*,) offre un *réservoir claviculaire* très analogue à celui des précédents dans son volume principal. Cependant, il présente trois petites tubérosités interfurculaires en même temps qu'un assez petit diverticule précardiaque et des saccules extra-thoraciques restreints.

Chez lui, les sacs diaphragmatiques sont inégaux, mais ici ce sont les réservoirs antérieurs qui sont plus grands que les postérieurs, contrairement à ce qui a lieu chez les Palmipèdes. Ces sacs diaphragmatiques postérieurs sont fort écartés l'un de l'autre et ne se rejoignent pas sur la ligne médiane du poumon.

Les *réservoirs abdominaux*, préintestinaux, recouvrent tout le gésier d'un volumineux diverticule gauche.

L'aération squelettique est faible.

Paon. — Le *Paon* (*Pavo cristatus*) avait déjà été signalé autrefois par Natalis Guillot, comme ayant un sac claviculaire fort développé en même temps qu'il présentait des prolongements axillaires irréguliers, saillants, sur le bord latéral du grand pectoral et situés sous la peau des côtés du thorax.

J'ai relevé une observation semblable à celle de cet anatomiste.

Nous ajouterons que chez cet animal les réservoirs *diaphragmatiques postérieurs* sont plus petits que les *antérieurs* et proéminent dans la cavité abdominale.

Les réservoirs abdominaux bien que pré-intestinaux repoussent toutefois vers la paroi somatique le gésier tout entier, auquel ils ne fournissent même pas *la demi-gaine que l'on trouve chez d'autres Gallinacés.*

Ici, l'humérus et le fémur sont creux, l'aération squelettique n'est toutefois pas poussée très loin.

Dans une femelle de *Lophophore*, cependant, j'ai trouvé des sacs abdominaux qui repoussaient plusieurs anses intestinales contre les parois somatiques de l'abdomen.

Tétraonidés. Caille. — Natalis Guillot, encore, signale dans la Perdrix grise et le Francolin une diminution du sac claviculaire. Ce fait exact se retrouve chez la *Caille* (*Coturni dactylisonans*, Mayer) où ce réservoir, petit, envoie un diverticule sous-pectoral également peu développé, encore que le muscle correspondant soit volumineux et puissant.

Ici, contrairement à ce qui se passe dans la *Perdrix* grise, la cloison interdiaphragmatique est perpendiculaire au plafond pulmonaire et délimite deux sacs diaphragmatiques : antérieur et postérieur de volume équivalent.

Les *sacs abdominaux* sont préintestinaux et fournissent une vésicule gauche recouvrant les trois quarts du gésier.

La pneumatisation squelettique est poussée assez loin; le fémur est plein, toutefois, mais l'humérus est creux, les côtes et les vertèbres sont puissamment aérées, de même que la clavicule, enfin le sternum et son bréchet sont pneumatisés par un diverticule précardiaque fournissant deux trous à la ligne médiane interne de cet os.

PIGEONS.

Au point de vue de l'appareil aérifère les Pigeons présentent peu de différences avec les Gallinacés.

Pigeon domestique. — Dans le Pigeon domestique, par exemple, le sac claviculaire affecte des rapports analogues à ceux que j'ai signalés dans le Hocco et le Faisan.

Les diverticules *sous-pectoraux et sous-omoplatiques* sont cependant assez volumineux.

Les sacs cervicaux y sont petits.

Quant *aux réservoirs diaphragmatiques* ils sont inégaux, les antérieurs *étant plus grands* que les postérieurs; de plus, ceux-ci sont asymétriques, celui de gauche étant plus thoraco-abdominal que celui de droite; c'est ce que j'ai rencontré dans les Pénélopes, les Faisans, les Paons.

Les vésicules abdominales sont aussi asymétriques, balançant l'asymétrie des sacs diaphragmatiques (la vésicule

gauche étant plus petite que la vésicule droite) et soulèvent entre elles une anse intestinale.

Or, j'ai déjà noté cette asymétrie en parlant des Gallinacés.

Quant à l'aération squelettique, elle est plus considérable chez le Pigeon que chez certains types marcheurs de Gallinacés, mais dans une Columbidé marcheuse, *Columba cyanocephala,* elle est tout aussi restreinte que dans le poulet. Ici les sacs abdominaux sont préintestinaux.

Du reste, dans cette colombe, le volume aérien total est moindre que dans le pigeon, qui est un oiseau relativement bon volateur, ses diverticules sous-musculaires sont également moins volumineux que dans ce même pigeon domestique, mais les rapports généraux des sacs sont les mêmes et ceux-ci ne diffèrent pas sensiblement de ce que nous avons vu dans les Gallinacés.

Didunculus strigirostris. — J'en dirai autant du *Didunculus strigirostris* dont j'ai pu disséquer un individu conservé dans l'alcool.

Le *sac claviculaire*, chez cet animal, analogue à celui du pigeon domestique, n'envoie que de petits diverticules extrathoraciques autour de l'articulation claviculo-humérale; les sacs *diaphragmatiques postérieurs* proéminent dans l'abdomen.

Quant à l'aération squelettique, elle est peu développée, l'humérus est médullaire, cependant il m'a paru que le sacrum et les os du bassin étaient pneumatisés.

Caractères généraux de l'appareil aérien des Gallinacés et des Pigeons. — La similitude des rapports de l'appareil aérien des GALLINACÉS avec celui des COLUMBIDÉS ne m'autorise pas à séparer ces deux groupes dans ces quelques considérations générales.

Dans ces deux ordres la *pneumatisation squelettique* est relativement faible;

Les *sacs cervicaux* y sont restreints et ne présentent pas de diverticules post-cervicaux;

Le *sac claviculaire*, muni d'un petit diverticule précardia-

que et de prolongements sous-costaux relativement volumineux, ne montre qu'un appareil appendiculaire restreint.

Mais les *sacs diaphragmatiques* ne présentent pas de rapports très constants dans tous les groupes.

Chez les *Pénélopidés* et les *Tétraonidés*, ils sont à peu près équivalents, mais chez les *Phasianidés* et les COLUMBIDÉS, les sacs antérieurs sont plus grands que les postérieurs. — Aussi bien, ces derniers sont asymétriques chez tous, le sac gauche s'étendant beaucoup plus en arrière que le sac droit; cette asymétrie est surtout prononcée dans les Phasianidés.

Les *réservoirs abdominaux* sont également asymétriques; ils sont aussi *préintestinaux* sauf chez quelques individus, où ils repoussent une anse intestinale contre les parois somatiques de l'abdomen.

PASSEREAUX.

Chez les Calaos, nous avons eu l'occasion de signaler, d'après Owen et A. Milne-Edwards (1), une grande pneumatisation sous-cutanée, accompagnée d'une aération squelettique poussée au maximum.

Cette pneumatisation je l'ai retrouvée chez *Toccus erythrorhynchus* accompagnée de cette énorme aération osseuse s'étendant à toutes les pièces du squelette. Comme dans le *Buceros rhinoceros* de Milne-Edwards, il n'est pas jusqu'à la moindre vertèbre qui, dans le Toccus, ne soit pneumatisée.

Tanasyptera galatea. — Le *Tanasyptère* (*Tanasyptera galatea*) ne présente pas comme le précédent animal une pneumatisation squelettique et sous-cutanée poussée aussi loin.

Les *sacs cervicaux*, donnant une assez grande aération médullaire, ne montrent pas de diverticules sous-musculaires.

Le *réservoir claviculaire*, bien que présentant un diverticule précardiaque, ne fournit pas d'aération au bréchet; ses prolongements costaux s'étendent fort loin dans la cavité thoracique.

(1) Owen, *loc. cit.*, A. Milne-Edwards, *loc. cit.*

Les *sacs diaphragmatiques postérieurs* s'étendent fort loin dans l'abdomen, recouvrant les faces externes des *sacs abdominaux* presque jusqu'au cloaque.

Ceux-ci, soulevant ainsi plusieurs anses intestinales, isolent le gésier que ne recouvre aucune vésicule aérienne.

Le squelette est, du reste, peu pneumatique, les os du bassin, le sacrum et les vertèbres cervicales et dorsales, étant cependant aérés. Cette faible pneumaticité se retrouve chez *Epimachus speciosus* du groupe des *Ténuirostres*.

Au groupe des *Dentirostres* correspondent des individus généralement peu aériens qui présentent pourtant dans la disposition de leur appareil vésiculaire des particularités intéressantes.

Corvidés. — Le *Corbeau* (*Corvus corax*) et la *Pie* (*Pica rustica*) ne nous présentent pas de saccules postcervicaux (1).

Le *sac claviculaire*, à trois tubérosités interfurculaires, envoie un volumineux diverticule précardiaque qui enveloppe même complètement la pointe du cœur et, passant au-dessus du foie, atteint l'extrémité postérieure du sternum (2).

Ici, de chaque côté de la cage thoracique, nous ne trouvons qu'un seul *sac diaphragmatique*, à deux embouchures bronchiques, l'une située au point où se trouve normalement l'orifice du sac diaphragmatique postérieur, l'autre près de la bronche principale au point où se trouve l'orifice du sac antérieur chez les autres oiseaux. Ce sac proémine dans l'abdomen, en arrière de la dernière côte. Un dispositif et des rapports analogues existent dans le *Martinet noir* (*Gypselus apus* L.), du groupe des Fissirostres.

Quant aux sacs abdominaux, ils sont préintestinaux et soulèvent le gésier et le foie contre le sac diaphragmatique correspondant pour le premier, et contre le diverticule précardiaque pour le second.

L'aération squelettique n'est pas poussée très loin, l'humérus est creux, mais le fémur est plein.

(1) Planche IV, fig. 2, 3.
(2) Planche IV, fig. 2, 3, DP.

Nous retrouvons cette disposition dans le *Geai* (*Garrulus glandarius*) où toutefois les sacs abdominaux soulèvent quelques anses intestinales, dans la *Mésange à tête bleue* (*Parus cæruleus*), mais dans la *Fauvette grise* (*Sylvia cinerea*) l'humérus est médullaire comme dans le *Paradisier* (*Paradisea apode*) et l'*Etourneau* (*Sturnus vulgaris*).

Chez celui-ci, réapparaissent deux sacs diaphragmatiques de chaque côté, mais les réservoirs antérieurs s'allongent en forme de languette entre les sacs postérieurs et le saccule précardiaque.

Nous retrouvons cette forme dans le *Merle noir* (*Turdus merula*), *la Grive commune* (*Turdus musicus*) et *le Rouge-gorge* (*Erythacus rubicula*) où de plus l'humérus est plein.

Enfin dans le *Menure lyre* (*Menura superba*) il n'y a de nouveau que deux sacs diaphragmatiques proéminents dans la cavité abdominale.

Aussi bien, Natalis Guillot signale dans ce groupe un grand développement interfurculaire du réservoir claviculaire chez le Rossignol et le Tarin.

Les *sacs abdominaux* que nous avons trouvés préintestinaux chez la *Pie*, soulèvent quelques anses intestinales dans le *Geai et le Freux*, ils sont postintestinaux dans la *Mésange*, la *Fauvette*, l'*Etourneau*, le *Rouge-gorge*, puis ils redeviennent préintestinaux dans le *Merle* et la *Grive*.

Alouette. — Dans l'Alouette des champs (*Alauda arvensis*) le *sac claviculaire* peu considérable donne pourtant un volumineux diverticule précardiaque en même temps qu'un prolongement sous-pectoral relativement considérable.

Caractères généraux de l'appareil aérifère chez les Passereaux. — Les Passereaux *ne semblent pas nous présenter de caractères bien nets de rapprochement, au point de vue de leur appareil aérifère, dans les différents groupes.*

Nous voyons, toutefois, que chez les *Lévirostres* le groupe des *Bucérotidés* nous montre une assez grande pneumatisation sous-cutanée et squelettique.

Cette pneumatisation, nous ne la retrouvons plus dans les

autres groupes de *Passereaux qui, même dans beaucoup de cas, ne sont que très faiblement aériens.*

Le *sac claviculaire* présentant trois tubérosités interfurculaires, il est développé seulement dans un petit nombre de types, mais chez tous il présente *un volumineux diverticule précardiaque*, atteignant chez le plus grand nombre la limite postérieure du sternum.

Les *sacs diaphragmatiques* inégaux, asymétriques, *les postérieurs étant beaucoup plus grands que les antérieurs, peuvent même se réduire chez beaucoup à une seule paire de poches pourvues de deux ouvertures bronchiques.*

Quant aux *sacs cervicaux* ils sont petits sans *diverticules sous-musculaires.*

Enfin les *réservoirs abdominaux n'affectent pas une situation anatomique constante*, étant préintestinaux chez les uns, postintestinaux chez les autres, et soulevant enfin dans un troisième groupe quelques anses seulement du tube digestif.

GRIMPEURS.

Par la nature et la disposition de leur appareil aérifère, un certain nombre de grimpeurs se rapprochent des Passereaux. Je vais en commencer l'histoire par l'examen d'un *Toucan*, le *Rhamphastos carinatus.*

Toucan. — Chez cet animal, les sacs cervicaux ne présentent rien de bien particulier si ce n'est qu'un petit diverticule en part pour aérer le tissu conjonctif lacuneux du cou.

Le *sac claviculaire*, peu considérable en lui-même, présente des diverticules volumineux. Non que je veuille parler des saccules sous-pectoraux, toutefois, qui sont petits, mais les diverticules sous-omoplatiques et huméraux sont larges, le premier occupant toute la longueur de l'omoplate et le second étant recouvert par le grand dorsal postérieur qui le cintre.

En avant du cœur, d'autre part, et jusqu'à l'extrémité inférieure du sternum, le sac claviculaire envoie un long diverticule en rapport avec le péricarde et la cellule hépatique

en arrière, le sternum, en avant, les sacs diaphragmatiques sur les côtés. Ce saccule précardiaque est donc ici considérablement développé. Une ligne de trous ménagés sur toute la longueur du sternum donne l'aération au bréchet aux dépens de cette cellule qui fournit ainsi de petits trous pneumatiques latéraux aux bords du sternum lui-même.

Les *réservoirs diaphragmatiques* présentent cette particularité que les antérieurs sont fort petits par rapport aux sacs postérieurs du même nom (1/5) qui s'étalent longuement sur les faces latérales de la cavité thoracique.

Les *sacs abdominaux* soulèvent entre eux quelques anses intestinales et montrent de volumineux diverticules surrénaux.

Nous retrouvons une disposition analogue chez le *Coucou* (*Cuculus canorus*).

Coucou gris. — Ici le *sac claviculaire* montre des prolongements sous-pectoraux volumineux en même temps que des diverticules précardiaque et postcardiaque. Ce dernier se prolonge même entre le foie et le cœur, au-dessus de l'œsophage du ventricule succenturié et de la partie antérieure du gésier.

Les *sacs diaphragmatiques antérieurs* sont petits comparativement aux *postérieurs* qui sont thoraco-abdominaux.

Les *vésicules abdominales*, elles, sont préintestinales et de volume relativement considérable. Du reste, l'appareil aérien général du *Coucou* est développé et la pneumatisation squelettique en est assez grande, encore que le fémur soit médullaire.

Un Coua de Madagascar présentait un dispositif analogue à celui du Coucou gris dans son appareil vésiculo-pulmonaire.

Quelques considérations sur l'appareil aérifère des grimpeurs. — Bien que je ne puisse tirer de conclusions générales sur l'appareil aérien des Grimpeurs, n'en ayant disséqué qu'un trop petit nombre d'individus, il m'est pourtant permis d'observer que, chez les animaux que j'ai étudiés, les *sacs cervicaux étaient petits*, que *le sac claviculaire avait un volumi-*

neux diverticule précardiaque et que ses prolongements pectoraux ne devenaient assez larges que dans les Coucous, volateurs bien supérieurs aux Toucans.

J'ai signalé ainsi un volume relatif plus grand des *vésicules diaphragmatiques postérieures que des antérieures.*

Enfin j'ai constaté que chez les Toucans les *vésicules abdominales* soulevaient quelques anses intestinales, alors qu'elles recouvraient complètement la masse digestive, sauf le gésier et le foie, chez les Coucous.

Ces différents caractères rapprochent en somme ces grimpeurs des Passereaux comme je le disais un peu plus haut.

Les *Toucans* affectent une disposition de leur appareil aérien analogue à celle des *Bucérotidés* pourvus comme eux d'une pneumatisation sous-cutanée et munis de poches pneumatiques à rapports comparables.

D'autre part chez les *Coucous* comme chez les *Toucans* le sac claviculaire présente un *volumineux diverticule précardiaque; le même fait existe chez les Passereaux.*

Les *sacs diaphragmatiques* antérieurs sont plus petits que les postérieurs, c'est encore la même constatation que nous avons faite *chez beaucoup de Passereaux*, enfin les *sacs cervicaux* sont petits, à petits diverticules, et les sacs abdominaux ont des rapports variables avec le tube intestinal : ce sont toujours les mêmes particularités que nous avons observées chez les Passereaux.

RAPACES.

Dans la description que j'ai donnée comme type des sacs cervicaux et du sac claviculaire des oiseaux, j'ai pris comme sujet le Cresserelle.

Dans la suite de cette étude, nous avons eu à signaler des variations considérables chez les animaux des ordres précédents. Nous avons pu remarquer, surtout, que le sac claviculaire présentait souvent une portion appendiculaire extra-thoracique beaucoup plus réduite que celle de notre description.

Chez le Pigeon, par exemple, les diverticules axillaires étaient au nombre de trois seulement, un sous-pectoral, un sous-omoplatique, un troisième huméral. Certains Rapaces présentent une structure semblable; ceux à vol bas et peu puissant par exemple.

Hunter avait déjà noté, autrefois, la grande pneumaticité des os chez le Hibou et le Vautour fauve, il avait même remarqué que les trous pneumatiques du premier de ces animaux étaient proportionnellement plus petits que ceux du second.

Owen avait également fait une observation semblable.

Il avait aussi noté que, chez les *Vulturidés*, le *sac claviculaire* est divisé en deux réceptacles par une cloison médiane.

Plus tard, Natalis Guillot signala un grand développement des vésicules axillaires dans le Faucon, la Buse, le Cresserelle en même temps qu'une réduction du sac claviculaire chez le Faucon (1).

Dans le *Scops* (*Ephialtes scops*) et l'*Effraye* (*Strix flammea*) nous avons aussi l'occasion de signaler un grand développement de l'appareil pneumatique osseux, et nous constatons que l'appareil respiratoire, avec ses vésicules, est analogue à celui des oiseaux de proie diurnes, encore que les diverticules des muscles du vol soient beaucoup plus petits et que les sacs *diaphragmatiques postérieurs* soient plus grands que les *antérieurs*.

Vautour percnoptère. — Outre une aération sous-musculaire et sous-cutanée considérable, le *Vautour percnoptère* (*Neophron percnoptera*) nous montre de larges diverticules postcervicaux sous les muscles de la face postérieure du cou.

Le *réservoir claviculaire* envoie de larges prolongements précardiaques, sous-pectoraux et sous-omoplatiques. Ces deux derniers groupes de diverticules présentent de puissants

(1) N. Guillot, *loc. cit.*, p. 50.

points d'attache aux muscles des mouvements alaires et occupent : les saccules sous-pectoraux, un volume comparable à celui du Pygargue que nous verrons plus loin ; les saccules sous-omoplatiques toute la longueur de l'omoplate.

Les *sacs abdominaux* soulèvent en avant d'eux quelques anses intestinales avec le gésier et le foie.

Pygargue. — Chez le *Caracara* comme chez le *Pygargue commun* (*Halietus albicilla*) les diverticules sous-pectoraux du sac claviculaire sont énormes.

Chaque saccule sous-pectoral beaucoup plus grand que chez les oiseaux moins bons volateurs, s'étale sur le sternum dont il occupe presque la moitié de la longueur. Il descend de plus jusqu'à la crête du bréchet.

Dans le Pygargue, encore, les sacs cervicaux volumineux envoient aussi de volumineux diverticules postcervicaux, les sacs diaphragmatiques postérieurs comme chez tous les individus précédents séparés des antérieurs par une cloison très oblique, s'étendent fort loin dans la cavité abdominale.

Enfin, les sacs abdominaux repoussent en avant plusieurs anses du tube digestif.

Là aussi, comme chez les Vautours, la pneumatisation squelettique est poussée fort loin, les vertèbres coccygiennes y sont cavitaires.

C'est aussi ce que nous retrouvons dans la *Buse* (*Buteo communis*) où le saccule sous-pectoral est, cependant, assez petit.

Nous savons déjà comment se comporte celui-ci chez la *Cresserelle* (*Falco tinnunculus*) ; mais nous voyons de plus chez cet animal les sacs *diaphragmatiques antérieurs* très volumineux chevaucher les *postérieurs*.

Les *réservoirs abdominaux* présentant de volumineux diverticules sacro-fémoraux (1).

Il en est de même dans le *Buzard des marais* (*Circus cineraceus*).

(1) Le caracara présente des rapports sacculaires identiques à ceux des Falconidés et montre comme ceux-ci des sacs abdominaux préintestinaux.

Caractères généraux de l'appareil aérien des Rapaces. — Le groupe des Rapaces semble donc présenter, chez tous les oiseaux qui le composent, une très grande analogie de constitution dans son appareil vésiculo-aérifère.

Les modifications qu'offre celui-ci étant en somme en rapport avec le mode de vie des animaux, on peut cependant y reconnaître quelques grandes lignes.

Chez tous, la pneumatisation squelettique est poussée fort loin; chez beaucoup une pneumatisation sous-cutanée et sous-musculaire est fort développée.

Chez tous les sacs cervicaux sont volumineux de même que leurs diverticules.

Chez la plupart — et surtout les plus puissants — le développement des diverticules des muscles du vol et des pattes est considérable.

Chez tous, les sacs diaphragmatiques sont inégaux, les *antérieurs étant beaucoup plus grands que les postérieurs* et paraissant chevaucher ceux-ci qui s'étendent dans la cavité abdominale, sauf chez les Rapaces nocturnes.

Chez presque tous enfin, les sacs abdominaux, *relativement moins volumineux que dans les autres ordres d'oiseaux* repoussent contre les parois somatiques de l'abdomen quelques anses intestinales, en même temps que le foie et le gésier, sauf chez les *Faucons* et les *Caracara* où ces sacs abdominaux sont préintestinaux.

PERROQUETS.

Le groupe des *Psittacidés* diffère sous plusieurs rapports des *Grimpeurs* au point de vue de l'appareil vésiculo-pulmonaire.

Je vais prendre quelques exemples :

Ara militaire. — L'*Ara militaire* (*A. militaris*) nous montre des *sacs cervicaux* relativement bien développés, mais ceux-ci n'*envoient pas de diverticules à la face postérieure du cou sous les muscles très volumineux de cette région.*

Par contre les prolongements dorsaux de ces sacs sont

larges et forment quatre paires de saccules intervertébraux, en somme ils aérent la *colonne vertébrale entière* ainsi que les côtes dorsales.

L'*aération des côtes sternales* est fournie par des diverticules latéro-thoraciques du sac claviculaire qui montre aussi un prolongement précardiaque qui s'étend jusque vers les trois quarts postérieurs du cœur en aérant le bréchet par une ligne médiane de trous pneumatiques.

Les *sacs diaphragmatiques* sont inégaux, les antérieurs étant beaucoup plus petits que les postérieurs qui sont thoraco-abdominaux.

Quant aux *réservoirs abdominaux*, relativement petits, ils sont pré-intestinaux, soulevant cependant quelques anses du tube digestif.

La pneumaticité squelettique est surtout développée dans les *os plats et courts*, mais le fémur et la clavicule sont médullaires.

Cacatua molucensis. — C'est, du reste, ce que nous retrouvons dans le Cacatoès à huppe rose (*C. molucensis*) où d'autres particularités rappellent la structure des organes aériens chez l'Ara militaire.

Le *diverticule précardiaque* du sac claviculaire s'étend sous le sternum jusqu'au niveau du foie.

Les *sacs diaphragmatiques postérieurs*, plus grands que les antérieurs, s'étendent aussi dans l'abdomen. Ils sont séparés de ceux-ci par une cloison oblique telle que les vésicules antérieures s'intercalant entre le saccule précardiaque et leurs congénères postérieures, s'avancent jusqu'à la pointe du sternum.

Sur l'animal que j'ai disséqué je n'ai trouvé qu'une seule vésicule abdominale; sans pouvoir affirmer la constance du fait, je rappellerai que dans cette préparation la seule vésicule abdominale qui existait était médiane, pourvue de deux ouvertures bronchiques et entourée par la masse intestinale qui l'enveloppait sur les côtés et en arrière où elle la séparait du cloaque; dans le *Rosalbin*, cependant,

j'ai trouvé deux vésicules abdominales, très nettes et symétriques.

Quelques considérations sur l'appareil aérifère des Perroquets. — Je vais essayer maintenant de rapprocher ces observations de celles que j'ai faites sur d'autres animaux, et je dirai : ici, les *sacs cervicaux* n'ont pas de diverticules à la face postérieure du cou, c'est le même fait que nous avons trouvé chez les Grimpeurs ; par la forme et la disposition du *sac claviculaire et de ses diverticules*, par, l'inégalité des *sacs diaphragmatiques* où les vésicules antérieures sont plus petites que les postérieures (*celles-ci étant thoraco-abdominales*) les Perroquets se rapprochent aussi des Grimpeurs.

Mais ces derniers caractères sont aussi ceux des *Rapaces nocturnes*.

Ce rapprochement avec les Rapaces nocturnes sera encore plus frappant si je rappelle le chevauchement des sacs diaphragmatiques postérieurs par les antérieurs que nous trouvons encore chez les Perroquets et surtout si nous songeons que l'aération squelettique *est chez eux, comme chez ces Rapaces nocturnes, peu développée dans les os longs mais fort grande dans les os plats et courts qui forment la charpente de l'animal.*

Cette conformité de structure dans l'appareil squelettique des Rapaces nocturnes et des Perroquets est frappante ; tandis que la dissemblance du mode de pneumatisation osseuse de ces mêmes Perroquets et de celui des autres oiseaux grimpeurs est non moins évidente.

COUREURS.

Dans le groupe des Coureurs j'ai disséqué une *Autruche chameau* (*Struthio camelus*) et un *Apteryx de Mantell.*

Le premier de ces animaux était de taille beaucoup trop considérable pour que je me puisse livrer sur lui aux mensurations pratiquées sur les autres oiseaux. Néanmoins comme il avait fait autrefois l'objet des recherches de Perrault, de Méry, de Sappey j'ai saisi avec empressement l'occasion

qui m'était offerte de suivre les travaux de ces maîtres.

La pneumatisation abdominale de cet individu était du reste considérable et formée par des vésicules non identiques à celles des autres oiseaux, comme va le prouver le résumé de cette dissection.

En arrière du diaphragme thoraco-abdominal existaient deux sacs très distincts de nature et de rapports (1).

Le premier, le plus antérieur, veux-je dire, adossé au diaphragme, recevait l'air par un large orifice et n'était autre chose que l'homologue du sac abdominal des autres oiseaux.

Aussi bien, par rapport au volume de l'animal, il était de taille peu considérable, affectant une forme globuleuse et occupant le tiers antérieur seulement de la cavité abdominale.

De diverticules, de prolongements fémoraux, point.

Et cependant, je le répète, par ses rapports avec le poumon et sa position postdiaphragmatique, c'était bien un sac abdominal.

La vésicule postérieure, elle, de forme beaucoup plus allongée, puisqu'elle avait une longueur double de celle du précédent s'étendait jusqu'à l'extrémité postérieure de l'abdomen où elle se terminait en cul-de-sac.

Par l'insufflation, elle se dilatait, sans cependant s'accoler à ses congénères du côté opposé. La surface était assez irrégulière avec de nombreuses bosselures.

Bien plus, en avant, elle présentait un diverticule, court et globuleux dans le sac gauche, allongé dans le sac droit, qui s'appliquait sur la face postérieure du sac abdominal correspondant (2).

Il était donc intéressant de chercher les rapports de ces *vésicules cloacales* avec l'appareil respiratoire.

L'examen anatomique externe nous montre qu'elles sont

(1) Georges Roché, *Bullet. soc. philom.*, 8e série, t. I, n° 2, p. 111.

(2) Le diverticule du sac droit longe le sac abdominal sur une partie de sa face inféro-externe.

bien distinctes des poches antérieures sur lesquelles elles plongent, leurs membranes en sont parfaitement isolables.

De plus, si l'on vient à pratiquer avec un trocart une ouverture dans un réservoir abdominal, on le voit s'affaisser en même temps que demeure gonflé le sac postérieur correspondant.

Celui-ci est donc absolument indépendant du sac aérien placé au-devant de lui, dans la cavité postdiaphragmatique.

D'autre part, quelle voie le met en communication avec le poumon?

Les bronches y envoient-elles directement un canal aérien? Cette hypothèse doit être repoussée, *a priori*, par suite des rapports mêmes du poumon. Du reste, si, ayant pratiqué une ouverture dans la paroi de notre réservoir, on cherche par quel orifice l'air peut y pénétrer on se convainc facilement qu'il n'y a pas de voie de passage immédiate de l'air pulmonaire.

De fait, un trou situé dans l'angle des os ichiatiques met ce sac en communication avec les diverticules vertébraux des sacs cervicaux.

Ici, les sacs cervicaux ne bornent donc pas leurs diverticules vertébraux aux prolongements dorsaux mais, suivant les gouttières vertébrales, s'étendent jusqu'à l'extrémité du coccyx.

M. le professeur Sappey a déjà fort bien décrit ces prolongements vertébraux et coxo-fémoraux (1), mais avant lui, en 1666, Perrault a signalé dans l'abdomen de l'Autruche la présence des diverticules que nous avons décrits (2).

Ce dernier auteur paraît s'être complètement mépris sur la nature de ces saccules, qu'il appelle « cloacaux ». M. Sappey en rappelant la description de Perrault semble douter de l'existence de ces sacs. Il dit, toutefois, que « si les cellules mentionnées par Perrault existent », elles ne sont pas

(1) Sappey, *loc. cit.*, p. 32.
(2) Perrault, *Mémoires de l'Académie des sciences*, t. III, 2e partie, p. 125.

une dépendance du poumon, mais un « simple prolongement de ce grand courant qui oscille de l'atlas au coccyx et qui, en refluant vers les muscles de la cuisse, remonterait dans le bassin pour se porter jusqu'au cloaque ».

Ces cellules aérifères existent bien réellement, de plus ce sont aussi des prolongements, des diverticules supra-vertébraux, et l'on ne saurait s'étonner de la méprise de Perrault, puisque cet auteur ne soupçonnait pas l'existence des sacs cervicaux.

Le système aérien de l'Autruche par rapport à celui des autres oiseaux est assez peu considérable.

Mais chez l'*Apteryx de Mantell* il semble encore beaucoup plus réduit. Les parois sacculaires sont ici d'une épaisseur, d'une solidité toute spéciale et les sacs abdominaux peu étendus dans l'abdomen se cachent en avant sous les sacs diaphragmatiques postérieurs dans la cavité thoracique. Le système aérifère cervical est ici à peu près nul comme Huxley l'a constaté et comme je l'ai reconnu moi-même (1).

Chez les *Coureurs* que j'ai étudiés, le système vésiculo-aérifère est en somme relativement petit. Dans l'Aptéryx de Mantell la cavité abdominale ne présente pas, en outre, les poches aériennes volumineuses que j'ai rencontrées et décrites dans l'Autruche, où de plus les membres inférieurs sont largement aérés.

PNEUMATICITÉ COMPARÉE DES DIFFÉRENTS OISEAUX.

Jusqu'ici je ne me suis occupé en aucune façon de la comparaison de la pneumaticité totale des oiseaux des divers ordres et familles.

Il y a cependant intérêt à examiner les variations que peut subir le volume de l'air chez les différents individus de la série ornithologique.

M. le professeur Sappey (2) dit, dans son beau mémoire,

(1) Huxley, *On the respiratory organs of Apteryx* (*Proceed. Zool. Soc. of London*, 1882, III, p. 560-569).
(2) Sappey, *loc. cit.*, p. 50.

que les volumes des sacs aériens d'un grand Rapace et d'un Passereau sont relativement aussi grands; M. le professeur Marey, dans son remarquable ouvrage sur le *Vol des Oiseaux* (1), croit à un développement véritablement minime de la capacité aérifère de ces animaux.

Cette capacité est effectivement beaucoup plus développée que ne l'admet le savant maître.

Mesurée au moyen de la masse à injection emmagasinée par l'appareil respiratoire et ses diverticules, j'ai pu établir approximativement — car ces opérations n'ont rien de la précision mathématique — *que la pneumaticité, beaucoup plus grande que l'on ne le croit, est encore variable, sinon suivant l'ordre zoologique, tout au moins suivant le mode de vie des animaux.*

J'ai donné plus haut un tableau de comparaison des volumes des sacs aériens de la *Cresserelle* et de leurs diverticules, mais je n'ai pas insisté, me réservant de le faire ici, sur le volume total de l'air occupé dans l'appareil vésiculo-pulmonaire et sur la répartition de cet air entre les différents réservoirs.

Campana essaya le premier, il y a quinze ans de cela, une mensuration volumétrique des sacs aériens (2).

Dans toutes les opérations qu'il a entreprises à ce sujet, il affecta du reste de viser à une certaine précision, et nous devons reconnaître qu'il s'est rapproché beaucoup plus de la vérité que ne l'avait pu faire Natalis Guillot.

Du reste, je vais exposer rapidement un de ses procédés de mensuration.

Prenant une jeune poule à jeun depuis vingt-quatre heures, il lui lia la trachée, à la fin d'une inspiration. L'animal ainsi asphyxié fut alors plongé dans un bain d'eau de façon à en connaître le volume. A ce moment l'auteur opéra plusieurs aspirations trachéales, de façon à vider l'oiseau de l'air contenu dans son appareil vésiculo-pulmonaire. La diminution

(1) Marey, *Vol des oiseaux*, Paris, 1889.
(2) Campana, *loc. cit.*, p. 204.

de volume de l'individu donnait ainsi le volume de cet air : V.

Alors, il était poussé à l'intérieur de l'appareil vésiculaire une injection résineuse, pouvant donner des préparations par corrosion. Le volume emmagasiné de masse à injection était V'.

Lorsque la pièce se trouvait corrodée l'opérateur établissait le volume relatif de chaque sac en pesant le moulage de chacun d'eux et rapportant ces poids à la densité de la masse. Il obtenait ainsi les volumes A, B, C, etc. ; puis il rapportait le volume V' au volume V et déduisait enfin les valeurs de A, B, C, etc....

Bien que paraissant fort logique et suffisamment précis pour les besoins de l'anatomie, ce procédé péchait par plusieurs points.

D'abord l'animal ainsi asphyxié ne pouvait en quoi que ce fût donner une mesure de l'air des sacs. L'air des diverticules externes ayant disparu ne pouvait permettre d'établir sûrement le volume V.

D'autre part, le vide, pratiqué comme le faisait Campana, ne permettait en aucune façon de débarrasser l'appareil vésiculo-pulmonaire de l'air qu'il contenait à beaucoup près ; enfin, l'injection ne pourait se répartir d'une façon proportionnelle en des vésicules où l'air n'était pas à une pression uniforme.

Il est à noter qu'en cet instant je ne m'occupe spécialement d'aucune doctrine physiologique, me cantonnant dans la critique d'un procédé d'investigation anatomique.

Mais il est indéniable et Campana, du reste, s'en rendait un peu compte, que les résultats obtenus par ce moyen ne pouvaient donner une idée, même approximative, du volume total de l'air intra-vésiculaire et de sa répartition entre les différents réservoirs.

Avec une méthode nouvelle et bien incontestablement plus précise j'ai voulu dresser le tableau de cette répartition intersacculaire de l'air dans l'oiseau.

Comme je l'ai dit plus haut, j'ai injecté tous les réservoirs d'un même individu, sur la même pression. Leurs volumes sont donc comparables entre eux *sans prétendre*, *en quoi que ce soit, représenter la forme normale des organes sur l'être vivant.*

C'est la *Cresserelle,* entre autres animaux, que je vais prendre pour type dans cet examen; or en établissant le volume de l'air *que peut contenir* son seul appareil vésiculo-pulmonaire j'ai vu que : *pour un poids de un kilo d'animal* ce volume est de 613 centimètres cubes.

Ce résultat se trouve en contradiction avec ce que dit M. le professeur Marey : à savoir que si l'on suppose qu'un animal du poids de 5 kilos contienne un litre d'air dans un appareil aérifère et ses plumes on fait une supposition exagérée.

Remarquons que le résultat que je viens d'énoncer ne vise que le seul système vésiculo-pulmonaire, que je ne tiens aucun compte du volume de l'appareil *aérien cervico-céphalique*, *ni de l'air des plumes* et nous verrons que pour un poids de 5 kilos de cet animal la capacité des sacs aériens pulmonaires et de leurs diverticules serait d'un peu plus de 3 litres.

Je sais fort bien que jamais l'oiseau ne se trouve rempli d'air comme dans l'expérience il se trouve rempli de masse à injection, mais la correction à faire subir au chiffre énoncé ne saurait en aucune façon le réduire à la proportion donnée par Campana.

L'air occupe donc, dans les vésicules extra-pulmonaires, *un espace relativement considérable et certainement plus volumineux que celui qu'on lui avait assigné jusqu'ici.*

Volumes relatifs des sacs aériens. — Quels sont maintenant les volumes comparés des différents sacs aériens chez la Cresserelle?

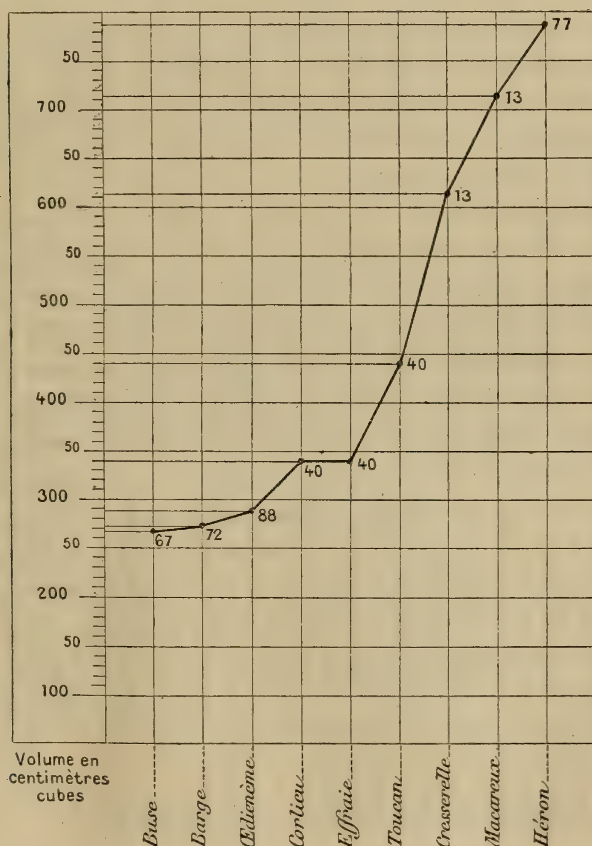
Sans nous occuper de l'aération squelettique, voici d'une façon brute les rapports volumétriques des différents réservoirs avec leurs diverticules.

Poumons..	2	»	17
Sacs cervicaux *et leurs diverticules*..................	0	8	
Sac claviculaire *et ses diverticules*..................	5	2	
Diaphragmatiques (*antér. et postér.*).................	2	»	
Abdominaux *et leurs diverticules*.....................	7	»	

En étudiant l'anatomie comparée de ces organes nous verrons que ces rapports sont plus ou moins variables et que chez la plupart des oiseaux les sacs abdominaux occupent un volume égal à celui de tous les autres réunis.

J'ai cru bon aussi de dresser un tableau du volume de l'appareil aérifère de quelques oiseaux de façon à comparer leurs différents degrés de pneumaticité.

C'est le suivant :



Cependant, bien qu'indiquant déjà une variation sensible de la capacité aérifère suivant les oiseaux, cette méthode n'est pas suffisamment rigoureuse, les animaux n'ayant certainement pas été tous injectés sous une pression identique, égale à la différence entre la hauteur barométrique et la pression de l'air résidual contenu dans les cavités aérifères au moment de l'injection.

J'ai songé à appliquer à quelques individus qu'il m'était donné de disséquer la méthode usitée autrefois par M. le professeur A. Milne-Edwards (1) pour quelques oiseaux comme le Pélican, le Tantale, le Canard Milouin, etc.

Ainsi j'ai relevé l'abaissement de poids spécifique que fait subir aux oiseaux l'insufflation maxima de leur appareil aérien, dans les limites de leurs téguments.

Cette condition est importante, et l'on ne saurait calculer l'augmentation de volume sur un animal écorché, car, bien que ne visant, en aucune façon, la précision des expériences de laboratoire, nous devons nous rapprocher autant que possible de l'état de nature.

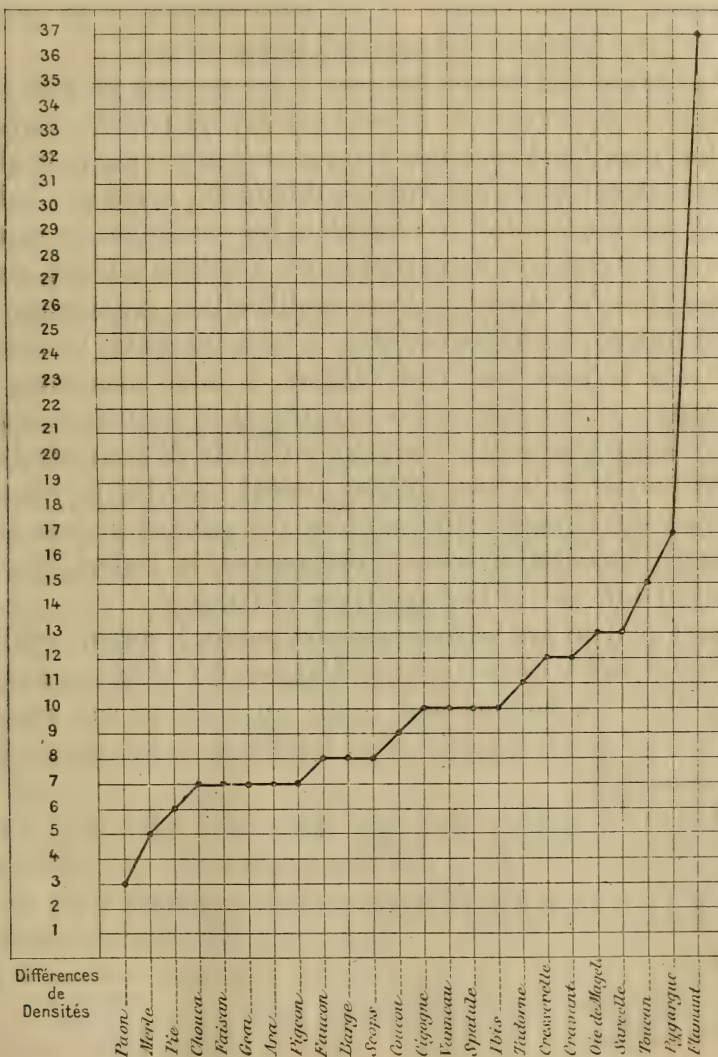
Or, les membranes sacculaires, celles des diverticules externes ou sous-musculaires sont éminemment extensibles et peuvent se développer d'une façon difficile à déterminer. Il serait donc impossible d'établir une comparaison sérieuse entre les différents volumes puisque rien ne pourrait permettre d'établir le point d'emmagasinement maximum.

Du reste, nous savons fort bien que jamais l'oiseau ne se trouve à l'état de vacuité d'air comme nous le trouvons sur le cadavre ni de réplétion comme celui auquel l'amène l'insufflation; mais en mesurant l'abaissement du poids spécifique nous mesurons la dilatabilité de ses poches extra-pulmonaires et de leurs diverticules et nous pouvons dire que si tel animal peut emmagasiner une quantité d'air plus grande relativement que tel autre, c'est que ses réservoirs ont une capacité totale plus considérable que ceux de ce dernier.

(1) A. Milne-Edwards, *Ann. des sc. nat.*, vol. I, 1865, p. 138.

Donc, ayant pris la densité d'un animal non insufflé, je reprends de nouveau cette densité lorsqu'il a été insufflé au maximum.

La différence des deux nous donne un chiffre qui, relevé chez beaucoup d'animaux, nous a permis de dresser le tableau suivant, qui montre les variations de l'extensibilité ou de la capacité maxima des sacs aériens.



CONSIDÉRATIONS PHYSIOLOGIQUES.

Maintenant que nous venons de voir d'une façon aussi précise que possible comment se comporte l'appareil aérifère dans les divers oiseaux, au point de vue anatomique, *et au point de vue anatomique seulement*, le moment est venu, je crois, de nous servir des diverses notions que nous avons acquises chemin faisant et de nous demander de quelle utilité peut bien être cet appareil aérien même.

Non pas que je veuille assigner à ces organes un rôle que peut seule déterminer la physiologie expérimentale, mais il est fort clair que l'anatomie comparée étudiant des individus divers, vivant dans des milieux différents, ayant des habitudes différentes, doit, en signalant les variations de structure de ces êtres, se demander si les conditions biologiques ne sont pas les causes de leurs modifications organiques.

En somme, à l'heure actuelle, la fonction ou les fonctions des sacs aériens sont mal définies, presque inconnues et cependant ce ne sont ni les hypothèses ni les théories qui ont manqué pour tenter d'expliquer l'utilité de ces vésicules.

On croyait, autrefois, qu'elles avaient pour but de rendre l'oiseau spécifiquement moins lourd et qu'elles avaient une influence incontestable sur le mécanisme de l'effort, sur le chant et surtout sur la respiration de l'oiseau.

Quoi qu'il en soit les opinions sont restées et restent encore flottantes sur tous ces points. L'appareil vésiculo-respiratoire étant en somme mal connu au point de vue anatomique ne pouvait servir avec fruit aux expérimentations physiologiques.

Hunter admettait autrefois que l'air introduit, dans l'accomplissement de la fonction respiratoire, à l'intérieur de l'oiseau, et jusque dans ses cavités osseuses, avait pour but d'alléger l'individu, en raison de la différence de tension de l'air interne et de l'air ambiant. Plusieurs auteurs à sa suite ont adopté cette manière de voir.

Cette différence est infime, *si elle existe,* car l'air interne.

bien qu'à une température plus élevée que le gaz environnant, est aussi plus lourd, étant chargé de vapeur d'eau et d'acide carbonique.

C'est du reste ce qu'ont fait remarquer la plupart des auteurs qui se sont occupés de cette question dont l'un a ajouté que, si jusqu'à ce jour, on a comparé l'oiseau à un homme qui nagerait en s'allégeant avec des ballons pleins d'air, il y a cette différence, suivant l'expression de M. Brasse (1), que « le nageur est dans un milieu plus dense que l'air, tandis que l'oiseau est dans l'air même qui remplit ses sacs ».

Mais il était encore une autre fonction assignée aux vésicules extra-pulmonaires : celle de servir de réservoir de gaz respirable lorsque l'oiseau vole très vite. (A cette époque on admettait que les côtes étaient immobiles dans le vol.)

Richard Owen, lui, pensa que les diverticules sous-musculaires n'étaient pas sans influence sur le mécanisme de l'effort.

Enfin M. Sappey assigna aux réservoirs diaphragmatiques une part prépondérante dans l'exécution du chant si remarquable chez beaucoup de ces animaux.

A toutes ces hypothèses j'ai voulu appliquer le contrôle des données qui, résultaient des recherches entreprises sur l'anatomie comparée de ces organes.

Nous avons donc à examiner comment se comportent les sacs aériens au point de vue de la fonction respiratoire elle-même, puis à envisager quel rôle ils peuvent jouer dans la locomotion de l'individu; terrestre, aquatique ou aérienne (2).

Rôle dans l'aération pulmonaire. — Tout d'abord rappelons quels sont les volumes relatifs occupés par les différents sacs aériens chez un oiseau, le Pigeon domestique, par exemple; ces volumes sont résumés dans le tableau suivant, exprimés en centimètres cubes.

(1) Léon Brasse, *Compt. rend. Soc. biol.*, 8e série, t. V, p. 660.
(2) *Histoire de l'Académie des sciences*, t. II, p. 63.

Sacs cervicaux	»	»	»	»	2	
Sac claviculaire	»	5	5	0	15	55
Diverticules précostaux	»	2	»	»		
— précardiaque	»	2	»	»		
— axillaires	»	5	5	0		
Sacs abdominaux	»	»	»	»	38	
Diaphragmatiques antérieurs	»	6	»	»	11	19
— postérieurs	»	5	»	»		
Poumon	»	8	»	»	8	
Aération squelettique	»	»	»	»	»	6

A l'examen de ce tableau on voit que la capacité aérienne du poumon et des sacs diaphragmatiques réunis est égale au tiers à peu près de celle de toutes les autres vésicules.

Dès lors, on est en droit de se demander si la théorie du fonctionnement mécanique de l'appareil respiratoire des oiseaux (1) doit être admise comme rigoureusement scientifique.

Esquissée, autrefois dans une séance de l'Académie des sciences, en 1689, cette théorie *de l'antagonisme des réservoirs moyens avec les vésicules antérieures et postérieures*, fut reprise par Girardi et un certain nombre d'auteurs ; mais ce fut M. le professeur Sappey qui, le premier, la résuma, lui donna une forme acceptable et se basa pour son édification sur des expériences physiques et chimiques intéressantes.

Dans ses *Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux*, il dit :

« ... Il existe, entre le jeu des réservoirs moyens (dia-

(1) Sappey, *loc. cit.*, p. 39.

phragmatiques) et celui des réservoirs antérieurs et postérieurs, la plus remarquable opposition. »

Après expérimentation, en effet, l'auteur a conclu que pendant l'inspiration les sacs diaphragmatiques se dilatent, alors que les autres *se vident;* tandis que pendant l'expiration les réservoirs diaphragmatiques s'affaissent, les autres *se remplissant.*

Ainsi, pendant l'inspiration — période du bruit respiratoire — l'air est appelé dans le poumon et les sacs diaphragmatiques, et cet air provient du milieu ambiant, par la trachée, ainsi que des sacs antérieurs et postérieurs. Pendant l'expiration l'air des poumons et des sacs diaphragmatiques est chassé, en partie dans le milieu extérieur, en partie dans les vésicules des extrémités. Évidemment le jeu de pompe de l'appareil costo-sternal doit faire appel d'air dans les vésicules thoraciques et aérer les voies pulmonaires.

Mais il est nécessaire, évidemment, pour la vie de l'oiseau, que cet air inspiré soit en majeure partie tiré du gaz ambiant, or *il résulte des comparaisons volumétriques auxquelles je faisais appel tout à l'heure, que les sacs diaphragmatiques ayant une capacité fort peu considérable par rapport à leurs congénères des extrémités, ne peuvent, si l'antagonisme signalé plus haut est réel, faire subir, à l'air de ces sacs mêmes, autre chose qu'un mouvement d'oscillation aux différents temps de l'acte respiratoire. Dans aucun cas ce jeu antagoniste des réservoirs ne peut amener les sacs postérieurs et antérieurs à se vider où à se remplir pendant l'inspiration ou l'expiration.*

D'autre part, M. le professeur Sappey ayant pris un tube de verre le couda deux fois à angles aigus, puis il introduisit une des extrémités de ce tube dans le sac claviculaire de façon à ce que celle-ci fût la terminaison supérieure de l'S ainsi formée. Dans la concavité inférieure il fit passer une gouttelette de mercure et il constata que pendant l'inspiration, durant la dilatation thoracique, le mercure était attiré vers le corps de l'animal, repoussé, au contraire, pendant l'expiration.

Le seul fait de la dilatation thoracique, sans nécessiter le passage de l'air, du sac claviculaire en d'autres vésicules, *suffit à expliquer ce phénomène*. Le sac claviculaire ayant des rapports fort intimes, comme nous le reverrons dans un instant, avec les parties mobiles du thorax, sa dilatation donne l'illusion d'une raréfaction du gaz à son intérieur.

Aussi bien, les considérations volumétriques ne nous amènent pas seules à ces conclusions, l'examen anatomique nous parle dans le même sens.

Chez le Canard, étudié par M. Sappey, dans les Palmipèdes en général, les côtes étant rejetées très postérieurement, les sacs diaphragmatiques ne dépassent pas les limites du thorax, mais nous savons que ce fait est en somme assez rare et que, chez la plupart des oiseaux, les sacs diaphragmatiques postérieurs sont le plus souvent thoraco-abdominaux.

Or, toujours si l'hypothèse admise est juste, comment vont se comporter ceux-ci?

Pendant l'inspiration, la partie thoracique devra se dilater; mais, en arrière, la portion du sac comprise seulement entre le diaphragme thoraco-abdominal d'une part et les parois de l'abdomen d'autre part, se conduira-t-elle de la même façon?

Il y a encore lieu de considérer le réservoir claviculaire qui, pour une grande proportion, est en rapport avec les parties mobiles du thorax.

Ainsi, nous savons que ses diverticules précardiaques et sterno-costaux occupent un volume presque égal à sa capacité propre; lui-même, à part la petite portion proéminente dans la fourche coracoïdienne, est tout entier contenu dans la cavité thoracique.

Dans la période d'inspiration ces cavités se dilatent évidemment autant et tout aussi bien que les sacs diaphragmatiques eux-mêmes.

Enfin les rapports du sac claviculaire avec le diaphragme pulmonaire sont en somme fort intimes et ne sauraient l'exclure de la faculté d'ampliation inspiratoire.

Il nous reste donc à conclure, d'après les données que nous fournit l'anatomie, que l'étude du fonctionnement de l'appareil respiratoire doit être reprise d'une façon très rigoureuse.

Et nous dirons :

1° *Que le faible développement des réservoirs diaphragmatiques, comparé à celui des vésicules des extrémités, ne permet pas d'expliquer l'affaissement de ces dernières, ou leur réplétion, aux différents temps de l'acte respiratoire;*

2° *Que la situation presque constamment thoraco-abdominale des sacs diaphragmatiques postérieurs vient encore mettre en doute cette démarcation tranchée des réservoirs moyens et postérieurs;*

3° *Que la présence des diverticules claviculaires intra-thoraciques, aussi grands que la poche médiane sur laquelle ont porté les expériences, ne permet pas davantage cette distinction.*

Hypothèse de Léon Brasse. — Dans une note présentée le 28 juillet 1888 à la Société de biologie, M. Léon Brasse attribue aux sacs aériens un rôle véritablement actif dans l'oxydation hémoglobinique respiratoire (1).

Toutefois, pour être clairement comprise, cette hypothèse exige que nous entrions dans quelques considérations d'ordre purement chimique.

Dans différentes expériences de laboratoire, l'auteur a d'abord établi « que la tension de dissociation de l'oxyhémoglobine croissait avec la température » et que, nulle à 0°, cette tension est telle que l'oxyhémoglobine au-dessus de 0° ne se forme que si la tension de l'oxygène dans l'air ambiant est supérieure à sa tension de dissociation.

Après avoir signalé le cas de mort chez un animal chauffé à 45° et dans les hyperthermies pathologiques, l'auteur examine le phénomène respiratoire chez les oiseaux. Il dit : « La tension de dissociation de l'oxyhémoglobine est la

(1) Léon Brasse, *loc. cit.*, p. 661.

même à une température donnée quel que soit l'animal, et pourtant la température normale de l'oiseau est voisine de 45°, alors qu'un mammifère dont la température serait la même mourrait d'asphyxie ».

C'est là qu'il fait intervenir le rôle des sacs aériens. Comparant le poumon des oiseaux à celui des mammifères, il dit que l'acide carbonique que l'on trouve dans les vésicules de ces derniers animaux ne saurait se trouver dans les premiers où les vésicules aérifères, comprimées pendant l'expiration par les couches musculaires, entre lesquelles elles se trouvent comprises, chassent l'air résidual des voies respiratoires.

A ceci nous ferons plusieurs objections. D'abord *la température des oiseaux est de 40° à 41° au lieu de 45* et la fréquence des mouvements respiratoires chez les oiseaux suffit seule au renouvellement de l'air correspondant à cette température (1).

Puis, les sacs aériens *ne sont pas* « situés, pour la majeure partie, entre les couches musculaires » *et ne sauraient se vider d'un coup*, sans nuire considérablement à l'équilibre de l'être volant.

Enfin, si les sacs aériens jouent un rôle dans le cas qui nous occupe, les seuls sacs thoraciques, en rapport avec les parties mobiles de la cage osseuse, peuvent avoir une action efficace, par leur influence sur la ventilation parfaite du poumon, que nous devons admettre comme nécessaire après les expériences chimiques rigoureuses de M. Léon Brasse.

Cependant il est bien certain que l'air accumulé dans les vésicules aérifères par les mouvements respiratoires, air répandu, chez beaucoup d'oiseaux, dans des lacunes sous-cutanées, et chez presque tous dans les diverticules osseux, doit avoir une influence sur la respiration des animaux plongeurs qui peuvent y trouver une réserve pour l'hématose.

(1) 22 à 26 inspirations par minute au lieu de 12 à 15 comme chez les mammifères.

L'augmentation de volume des sacs aériens thoraciques est évidemment fonction d'un perfectionnement de l'appareil respiratoire, mais les diverticules externes et les sacs abdominaux répondent assurément à d'autres besoins n'ayant aucun rapport avec le phénomène de l'oxydation hémoglobinique, comme l'a déjà justement fait remarquer Strasser.

M. le professeur Sappey admet aussi que *dans le chant des oiseaux* les sacs diaphragmatiques jouent un rôle prépondérant. Il ne me semble guère possible de ne pas leur y *ajouter le sac claviculaire*, dont les rapports avec l'appareil costo-sternal sont aussi intimes que ceux des réservoirs diaphragmatiques; particulièrement chez beaucoup de *Passereaux* où nous avons vu plus haut que le sac claviculaire envoyait sous le sternum un énorme diverticule alors que les réservoirs moyens de Sappey étaient réduits à une paire.

Du reste, ce n'est là qu'une simple réflexion qui m'est suggérée par l'examen anatomique, et que corrobore la possibilité d'imiter la voix d'un oiseau en insufflant sur un cadavre le sac claviculaire.

Mais il est un rôle que l'on a contesté et que l'on conteste encore aujourd'hui aux organes aérifères, je veux parler de *leur influence sur la locomotion des individus.*

Influence de la pneumaticité sur la locomotion des oiseaux. — D'une façon générale, un certain nombre d'auteurs se refusent à admettre que la pneumatisation puisse faciliter en quoi que ce soit le vol des oiseaux.

Au sens où Hunter entendait ce rôle des sacs aériens, c'est-à-dire par la diminution de poids que l'air interne de l'oiseau fait subir à l'animal, rien n'est moins juste, nous le savons déjà; et ce point de vue de la force ascensionnelle due à la différence des densités de l'air ambiant et de l'air interne est abandonné depuis longtemps.

Mais il nous est donné d'envisager la question sur une autre face.

Un oiseau qui vole doit éprouver de la part de l'air une

résistance au moins égale à son poids ; s'il n'en était ainsi, il se précipiterait.

Cette résistance, on le sait, est fonction de l'air déplacé et de la vitesse du vol. Or, un oiseau qui vole peut être considéré comme formé de deux parties distinctes : *un appareil passif, le corps proprement dit de l'animal*, *un appareil locomoteur*, *propulseur*, *actif, les ailes.*

Il est incontestable que l'air introduit à l'intérieur de cet oiseau, en augmentant son volume, sans augmenter sensiblement son poids, lui est un soulagement efficace dans l'effort du vol, la résistance de l'air se faisant sentir sur une plus grande surface.

Je prévois que l'on va m'objecter que ce développement de l'appareil aérien ne sera pas seulement un obstacle à la précipitation de l'individu, mais qu'il sera un obstacle aussi à sa progression ascendante ou horizontale. Mais si le poids et le travail propulseur croissent suivant le cube des dimensions linéaires, la résistance de l'air ne croît que suivant le carré de ces mêmes dimensions ; il nous faudra donc conclure, avec Müllenhoff, *que les oiseaux de gros volume, comme sur mer les gros navires*, *éprouvent moins de résistance dans leur progression et dépensent moins de travail.*

Bien évidemment il doit y avoir un minimum de poids spécifique, car si celui-ci devenait trop faible l'animal serait à la merci des vents. Mais si l'on réfléchit que la masse entraînée par l'oiseau dans l'atmosphère est considérable, eu égard à la densité du milieu, il est fort clair que jamais l'appareil vésiculaire ne sera assez considérable pour être l'impedimentum dont certains auteurs croient les oiseaux affligés.

Du reste je me suis livré aux quelques spéculations qui précèdent, non pour justifier, mais pour permettre de comprendre les données que m'a fournies l'anatomie comparée.

Si nous jetons, effectivement, les yeux sur la courbe de pneumaticité que j'ai dressée plus haut, *nous voyons que les oiseaux migrateurs ou chasseurs ont une capacité aérienne notamment plus considérable que ceux qui volent peu ou mal.*

Les *Pygargues*, les *Vautours*, les *Flamants*, les *Pélicans*, les *Frégates*, etc.... *tous animaux doués de la faculté du vol à voiles*, *sont pourvus d'un appareil aérien extrêmement développé*. Enfin, si nous regardons un Pélican prendre son essor, un Flamant se disposer à voler, nous les verrons gonfler d'air leurs lacunes sous-cutanées, amenant chaque animal à occuper un volume beaucoup plus considérable que celui qu'il avait au repos.

Influence de la pneumaticité sur le mécanisme de l'effort. — Dans son ouvrage sur le *Vol des oiseaux*, M. le professeur Marey dit : « Il sera bien intéressant de rechercher si les muscles pectoraux des voiliers n'ont pas quelque particularité dans leur structure ou dans leur fonction qui les rende plus aptes à soutenir des efforts prolongés (1). »

Cette particularité n'est-elle pas justement la présence de coussins aériens plus ou moins volumineux sous ces muscles suivant la plus ou moins grande puissance alaire de l'animal?

C'est un fait incontestable et constant, que les oiseaux voiliers, bons volateurs, capables de fournir de longues courses aériennes, sont pourvus de diverticules sous-musculaires beaucoup plus développés que leurs homologues chez les oiseaux marcheurs, percheurs ou plongeurs.

La *Frégate* et les *Totipalmes*, le *Flamant*, l'*Oie de Magellan*, les *grands Ardéidés migrateurs*, les *grands Rapaces* nous ont présenté de larges coussins aérifères sous les muscles moteurs des ailes.

Il est hors de doute que *les mouvements respiratoires*, fréquents chez les oiseaux, *ne font subir qu'une oscillation insensible à l'air de ces coussinets. La cage thoracique*, *et*, *par suite*, *la surface d'insertion des muscles du mouvement alaire*, *se trouvent donc augmentées dans des proportions plus ou moins notables mais variant suivant la puissance du vol chez les oiseaux*.

Je ne saurais insister sur la stabilité que l'appareil aérifère

(1) E.-J. Marey, *Le vol des oiseaux*, Paris, 1870, p. 337.

donne aux animaux nageurs dans leur élément, mais je ferai remarquer que *chez eux la pneumatisation squelettique est poussée beaucoup moins loin que chez les oiseaux volateurs*.

D'abondant, nous observons que cette pneumaticité est également plus développée chez les individus bons volateurs que dans ceux qui ne le sont pas.

Le principe de mécanique qui veut qu'à poids égal une colonne creuse soit plus solide qu'une colonne pleine est appliqué ici dans toute son étendue.

C'est effectivement une excellente condition de résistance pour les leviers alaires ou thoraciques, pour l'axe vertébral, etc... que cette pneumatisation osseuse ; mais il y a des exceptions à cette règle générale et Strasser a constaté que chez les *Hirondelles de mer* et les *Mouettes* cette aération squelettique est restreinte ; j'ai pu moi-même faire des observations semblables sur les Mouettes, les Bécasses, les Vanneaux etc.... Cependant, Campana, dans son mémoire, se refuse à admettre que la pneumaticité squelettique ait une influence sur la facilité de la locomotion chez les oiseaux. Il se base sur ce qu'il a trouvé le squelette du poulet aussi lourd que celui d'un Mammifère (1) comparativement au poids de l'animal. Il serait facile de réfuter cette assertion en nous reportant à la pneumatisation osseuse des individus dont j'ai décrit, plus haut, l'appareil aérien, mais il est aussi simple de se rappeler le principe de mécanique auquel je faisais allusion il n'y a qu'un instant (2).

Enfin, pour en finir avec le rôle de cette pneumatisation squelettique et intermusculaire, nous remarquerons que chez les animaux pourvus d'une grande puissance des membres inférieurs, comme les *Autruches*, les *Aigles*, les *Pygargues*, etc., les *muscles moteurs de ces membres recouvrent des saccules aérifères*.

(1) Campana, *loc. cit.*, p. 297.
(2) Strasser, *Ueber die Luftsäcke der Vögel*, Leipzig, 1877, p. 206.

Les diverticules aériens doivent donc jouer un rôle incontestable dans le mécanisme de l'effort chez les oiseaux, la comparaison des puissances musculaires relatives des différents individus parle fort nettement dans ce sens, ainsi que le montrent ces recherches d'anatomie comparée.

Chez les *oiseaux plongeurs*, je veux aussi signaler un rôle assez spécial de vésicules aériennes, pour cela je citerai seulement deux exemples.

Le *Manchot* qui vient de plonger émergera à la surface de l'eau, la partie postérieure du corps en avant; une *Foulque*, au contraire, reviendra toujours à flot en présentant la tête au-dessus de la nappe liquide. Cette différence est due, comme on peut se le rappeler, à la simple disposition des sacs abdominaux, très volumineux dans le Manchot, très petits dans la Foulque. Le *flotteur* se trouve dans un cas contenu dans l'abdomen et, dans l'autre, dans l'espace interclaviculaire.

Dans cette revue que nous venons de faire des fonctions de l'appareil vésiculo-pulmonaire, j'ai voulu être sobre de détails, l'étude qui m'a suggéré ces considérations physiologiques n'étant pas, comme la physiologie expérimentale, de nature à entraîner la conviction absolue.

Je me suis borné en somme, après avoir décrit les variations de l'appareil aérifère suivant les groupes zoologiques, à en montrer les variations suivant le mode de vie des oiseaux.

Cependant de l'ensemble de cette partie de notre travail il se dégage un certain nombre d'enseignements précis :

1° *La constatation d'une contradiction absolue entre les données que nous a fournies l'anatomie et les idées généralement reçues aujourd'hui sur le fonctionnement mécanique de l'appareil respiratoire des oiseaux ;*

2° *L'admission d'une influence incontestable des sacs aériens dans le vol de ces animaux ;*

3° *L'affirmation d'une action certaine des diverticules aériens sous-musculaires dans l'économie du travail de la contraction.*

Enfin, je ne parlerai que pour mémoire de l'influence des réservoirs sur la facilité de la locomotion aquatique chez les animaux nageurs ou plongeurs.

RÉSUMÉ.

En somme, bien qu'ayant fait l'objet de savants et remarquables travaux, la question de la pneumaticité des oiseaux n'avait été jusqu'à ce jour que fort incomplètement élucidée.

On connaissait fort bien, à la vérité, la constitution de l'appareil aérifère du Cygne et du Canard dont M. le professeur Sappey a donné une très bonne description, on possédait également un travail très documenté de Campana sur les organes vésiculo-pulmonaires du poulet. Ces mémoires résumaient, à peu près, toutes les connaissances acquises sur le sujet.

Quelques notes spéciales, cependant, sur divers individus de la série ornithologique, traitant, en passant, de l'appareil pneumatique, tendaient à faire penser que la disposition de ces organes vésiculaires n'était peut-être pas tout à fait aussi invariable qu'on le voulait croire.

Hans Strasser, de plus, avait indiqué des modifications dans la pneumaticité de quelques oiseaux et fait remarquer avec beaucoup de justesse que Campana a eu le tort de tirer des conclusions physiologiques sur le vol, d'observations prises sur le poulet.

Enfin, après les observations de M. le professeur A. Milne-Edwards sur la pneumatisation sous-cutanée et intermusculaire — observations corroborant celles de Richard Owen, — il n'était plus permis de douter que cette disposition anatomique fût une simple particularité, voire même d'origine pathologique. Cependant elle trouvait encore des contradicteurs.

L'histoire des organes aérifères des oiseaux restait donc fort obscure.

Il n'était évidemment pas plus logique de croire connaître exactement la constitution de l'appareil pneumatique d'après la monographie du poulet et du canard, qu'il n'est raisonnable de juger un livre dont on n'a lu qu'un chapitre pris au hasard. Cependant, on s'en tenait à ces descriptions particulières que l'on généralisait à tous les oiseaux; bien plus, on appliquait ces notions spéciales à l'étude physiologique du vol et de la respiration. Nécessairement, les résultats obtenus restaient fort vagues, souvent douteux sinon complètement faux.

Des idées malheureusement trop répandues mettaient un sérieux embarras aux investigations anatomiques comparatives sur les réservoirs aériens.

On a cru, et un certain nombre de très bons esprits scientifiques croient encore, que dans le groupe si homogène des oiseaux, *l'appareil vésiculo-pulmonaire ne pouvait présenter que des variations sans importance anatomique ou physiologique*. Bien que ne se basant que sur une vue de l'esprit et nullement sur l'observation, cette opinion a arrêté certainement bon nombre d'anatomistes.

Puis on admettait encore — toujours sur la foi de raisonnements spéculatifs — que les sacs aériens n'étaient *que de simples lacunes interorganiques sans autonomie spéciale, qu'ils ne formaient nullement dans leur ensemble un appareil homogène* et que leur étude ne pouvait fournir aucune conclusion profitable tant à la zoologie descriptive qu'à la physiologie expérimentale.

Enfin les causes les plus directes du peu d'enthousiasme des auteurs, à se livrer à des recherches anatomiques sur l'appareil pneumatique, furent certainement *les grandes difficultés pratiques* qu'ils rencontrèrent dans ces investigations.

Il faut reconnaître, du reste, que sans une technique précise, il était à peu près impossible, non pas d'étudier l'anatomie des organes aériens d'un oiseau quelconque, *mais de comparer entre eux les appareils aéri-*

fères de plusieurs individus pris dans la série ornithologique.

J'ai donc dû m'assurer d'abord de cette technique.

Plus haut, j'ai exposé une méthode entièrement nouvelle, que j'ai appliquée à un grand nombre de dissections, sans cesser pourtant de me servir de l'insufflation aérienne comme procédé comparatif.

Parmi les nombreux avantages que j'ai retirés de cette technique, je mentionnerai ; 1° *la plus grande facilité que je trouvais ainsi à disséquer sur des moulages ;* 2° *la possibilité de déterminer rigoureusement la sphère d'aération de chaque réservoir ;* 3° *la possibilité d'établir une comparaison entre les capacités pneumatiques de plusieurs oiseaux ;* 4° *l'évaluation des volumes relatifs des vésicules d'un même animal*, etc., etc.

Or, il est advenu qu'en mettant à côté l'un de l'autre les résultats de différentes dissections *j'ai été amené à reconnaître que les sacs aériens d'un Passereau présentaient de notables et profondes dissemblances avec ceux d'un Palmipède ; que ceux d'un Totipalme présentaient avec ceux d'un Lamellirostre un certain nombre de caractères distinctifs, mais aussi quelques grands caractères communs* et qu'enfin *les réservoirs aérifères des Totipalmes montraient une disposition, et des rapports semblables dans les limites du groupe avec des variations individuelles*, souvent peu importantes.

Dès lors, il devenait impossible de considérer l'appareil pneumatique des oiseaux comme invariable dans la série ornithologique, et de l'envisager comme l'assemblage de lacunes interorganiques sans autonomie et sans homogénéité.

En un mot, il était patent que l'*anatomie comparée des réservoirs aériens était entièrement à étudier* et qu'il y avait là une lacune considérable dans nos connaissances scientifiques.

D'autre part, je me devais aussi demander si les organes aérifères qui variaient suivant les groupes ornithologiques ne variaient pas aussi suivant le mode de vie des oiseaux?

Et j'ai pu voir que, bien que présentant entre eux de nombreux points de rapprochement dans leurs organes vésiculaires, les Rapaces bons *volateurs* et les *Rapaces mauvais volateurs* montraient d'assez *profondes dissemblances,* sinon dans la disposition, du moins *dans le volume* de ces vésicules et surtout *dans la plus ou moins grande extension des appareils diverticulaires.*

J'ai pu voir aussi que les *grands volateurs*, qu'ils soient Vautours, Cigognes ou Frégates, *avaient des dispositifs analogues dans certaines parties de leurs organes aériens et que ceux-ci*, *tout en conservant les caractères fondamentaux* des groupes respectifs : Vulturidés, Ardéidés, Totipalmes, *montraient un développement volumétrique et une extension diverticulaire comparables.*

Chez les *Plongeurs*, comme les Grèbes et les Foulques, *j'ai retrouvé* à côté des caractères qu'imprimait la parenté *les caractères d'adaptation*, *que donne la similitude dans le mode de vie.*

Enfin chez les *oiseaux aquatiques ou mauvais volateurs*, *j'ai vérifié cette assertion que leur pneumatisation osseuse est beaucoup plus restreinte que chez les bons volateurs.*

L'appareil aérien varie donc profondément suivant les ordres de la classe des oiseaux, *un peu moins suivant les Familles de ces ordres*, *un peu moins encore suivant les genres de ces Familles.* Enfin, sans modifier les caractères génériques fondamentaux, le *mode de vie influe sur le plus ou moins grand développement volumétrique de cet appareil* et *sur la plus ou moins grande extension de ses prolongements diverticulaires,* intra-osseux, sous-musculaires ou sous-cutanés.

Ces dissemblances ou ces homologies présentent une constance remarquable dans toute la série ornithologique et je suis amené à dire que : *l'appareil aérien fournit à la classification l'appoint de très sérieux caractères anatomiques aussi précis certainement que ceux que l'on tire des différents autres*

organes splanchniques et beaucoup plus que ceux dérivés des organes tégumentaires.

Les réservoirs aériens sont une production caractéristique du feuillet endodermique de l'oiseau comme la plume est caractéristique de son feuillet ectodermique.

De même que la ténacité de cette plume varie suivant les conditions climatériques ou la puissance du vol de l'animal, de même le volume de l'appareil pneumatique varie suivant les conditions biologiques de cet animal ; mais ces vésicules ne gardent pas moins dans les rapports qu'elles présentent entre elles et avec les organes voisins un cachet spécial que leur imprime la parenté et *qui peut évidemment servir d'adjuvant à la classification zoologique.*

C'est ainsi que j'ai démontré que les *Flamants*, placés si longtemps parmi les Échassiers, *présentent un appareil vésiculo-pulmonaire de Lamellirostres*, *tout en se distinguant de ceux-ci par une énorme pneumatisation sous-cutanée.*

Cette observation vérifie l'opinion des ornithologistes contemporains qui placent les Flamants à côté des Lamellirostres dans le groupe spécial des *Phœnicoptéridés.*

De même les *Grèbes,* en dépit de leurs caractères d'adaptation, sont placés dans les *Colymbidés* et non pas à côté des *Rallidés.* Le *Menure Lyre* dont la place a été si longtemps incertaine *se range à côté des Corbeaux* par la structure de son appareil aérien ; les *Caracara prennent rang parmi les Faucons* et non plus les Vautours.

Si les caractères que l'on peut tirer des organes aériens *sont capables de permettre une telle élucidation de certains points de la classification zoologique*, il est intéressant de voir *qu'ils corroborent*, *ailleurs, les données sur lesquelles est basée cette classification.*

C'est donc *une œuvre nouvelle que cet essai d'anatomie comparative des organes aérifères*, essai qui, encore que n'envisageant pas la question dans tous ses détails, *m'a permis*, *je crois*, *de poser d'une façon précise les principaux points de repère des recherches à venir*.

J'ai résumé les *grandes données* anatomiques, les grandes données seulement, qui se dégagent de ce travail dans le tableau suivant :

TABLEAU :

Tableau général de l'appareil aérien

VÉSICULES AÉRIFÈRES.	PALMIPÈDES.	ÉCHASSIERS.	GALLINACÉS ET PIGEONS.
Réservoirs cervicaux.	Larges, volumineux diverticules, sauf *Alcidés, Impennes.*	Volumineux; quelquefois cloisonnés. Larges diverticules sauf : *Charadridés, Scolopacidés, Rallidés.*	Peu développés. Pas de diverticules post-cervicaux.
Réservoir claviculaire.	Volumineux. Sans diverticule précardiaque. Quelques exceptions. Larges prolongements extra-thoraciques chez bons volateurs.	Volumineux. Larges diverticules costaux. Diverticule précardiaque chez quelques-uns. Larges prolongements extra-thoraciques chez bons volateurs.	Trois lobes interfurculaires. Petit diverticule précardiaque. Petits prolongements axillaires.
Réservoirs diaphragmatiques.	*Postérieurs > Antérieurs.* Cloison perpendiculaire au poumon sauf chez *Laridès* .	*Antérieurs* égalant à peu près *postérieurs* sauf chez *Rallidés* où : *Antérieurs > Postérieurs.* Cloison oblique.	*Antérieurs > Postérieurs.* Asymétriques. Cloison perpendiculaire au poumon sauf chez *Tétraonidés.*
Réservoirs abdominaux.	*Préintestinaux* sauf chez les *Totipalmes.*	*Postintestinaux* sauf dans les *Scolopacidés* et quelques *Rallidés.*	*Préintestinaux.* Asymétriques.
Pneumatisation squelettique et sous-cutanée.	Nulle chez *Impennes* et *Alcidés*, apparaît et se développe chez *Lamellirostres.* Maxima chez les *Totipalmes.*	Faible chez *Charadridés* et *Scolopacidés.* Considérable chez *Ardéidés.* Nulle chez *Rallidés.* Reparaît chez *Alectoridés.*	Faible pneumatisation osseuse. Pas d'aération sous-cutanée.

chez les oiseaux Carinates.

PASSEREAUX.	GRIMPEURS.	RAPACES.	PERROQUETS.
Petits. Sans diverticules post-cervicaux.	Petits. Petits diverticules chez *Coucous*.	Volumineux. Volumineux diverticules.	Moyennement développés. Pas de diverticules.
Trois lobes interfurculaires. Volumineux diverticule précardiaque. Petits prolongements axillaires.	Peu volumineux. Trois lobes interfurculaires. Large diverticule précardiaque. Prolongements axillaires petits, sauf chez les *Coucous*.	Très large. Prolongement précardiaque. Volumineux diverticules sous les muscles du vol.	Petit. Diverticule précardiaque. Petits prolongements axillaires.
Postérieurs > *Antérieurs*. Asymétriques. Quelquefois un seul de chaque côté chez *Dentirostres*.	*Postérieurs* > *Antérieurs*. Asymétriques.	*Antérieurs* > *Postérieurs* sauf chez *Nocturnes* où : *Postérieurs* > *Antérieurs*. Antérieurs chevauchent postérieurs qui sont thoraco-abdominaux.	*Postérieurs* > *Antérieurs*. Antérieurs chevauchent postérieurs.
Sans position anatomique fixe.	*Sans position anatomique fixe.*	Relativement peu volumineux *soulèvent quelques anses intestinales* sauf chez *Nocturnes* où ils sont *préintestinaux*.	*Préintestinaux* ou seulement quelques anses du tube digestif.
Pneumatisation osseuse et sous-cutanée très développée chez *Bucérotidés*. Aération osseuse faible chez tous les autres.	Pneumatisation osseuse et sous-cutanée très développée chez *Toucans*. Assez forte pneumaticité squelettique chez *Coucous*.	Pneumaticité squelettique très développée chez tous. Chez beaucoup pneumatisation intermusculaire. Aération des os plats et courts principalement développée chez *Nocturnes*.	Pneumatisation squelettique, surtout développée dans les os plats et courts.

Que je vienne maintenant à envisager le sujet de plus haut. Nous verrons alors que toutes les tentatives de généralisation essayée jusqu'à ce jour étaient au moins prématurées.

Il est vrai qu'un certain nombre, un grand nombre même, d'oiseaux sont dépourvus de *pneumatisation sous-cutanée ou intermusculaire*, *mais un grand nombre d'autres sont doués de cette disposition spéciale*. Owen, puis A. Milne-Edwards l'ont nettement démontré chez plusieurs types, Hans Stasser l'admet et *je crois avoir fourni à cette partie de l'étude de l'appareil aérifère l'appoint de bonnes observations*.

D'autre part, si certains individus n'ont pas de *diverticule précardiaque du sac claviculaire*, ce diverticule signalé par Campana *existe* ailleurs que dans le poulet et je puis même dire dans la majorité des individus.

Nul chez les Palmipèdes, *il apparaît dans les Echassiers où il est petit* (sauf chez les Rallidés).

Il devient plus grand chez les Gallinacés, *atteint son maximum dans les Passereaux et les Grimpeurs où il commence à rétrograder* (chez les Coucous).

Il diminue encore dans les Rapaces et les Perroquets, *tout en restant fort net*.

Je pourrais faire des observations analogues à propos de tous les diverticules et notamment *des prolongements sacculaires de l'aisselle*, *dont le développement semble plus directement en rapport avec le mode de vie des animaux*. Mais il me semble superflu d'insister sur une conclusion qui se dégage si nettement de la lecture de ce travail.

Mais à côté de ces importants résultats anatomiques, *il était intéressant aussi de voir si les dissections comparatives infirmaient ou confirmaient les données que nous possédons sur la physiologie de l'appareil aérifère*.

La théorie, autrefois émise par Sappey sur le fonctionnement mécanique de l'appareil respiratoire des oiseaux, établissait un antagonisme remarquable entre les *sacs diaphragmatiques* et leurs congénères des extrémités.

En d'autres termes : on admettait que ces réservoirs diaphragmatiques amenaient par leur dilatation dans le phénomène inspiratoire, une déplétion des sacs extrêmes ; tandis que leur affaissement expiratoire amenait une réplétion de ces mêmes sacs antérieurs et postérieurs.

Or, *cet antagonisme n'est pas en rapport avec des résultats anatomiques*. D'une part, *des considérations volumétriques font voir que les réservoirs diaphragmatiques augmentés des poumons* occupent un *volume trop restreint pour provoquer*, au cas où la théorie serait exacte, *autre chose qu'un mouvement d'oscillation* dans l'air des sacs antagonistes. De plus, *je crois avoir prouvé* que, dans la grande majorité des oiseaux, *le sac claviculaire présente relativement aux leviers sterno-costaux des rapports aussi intimes que les sacs diaphragmatiques* eux-mêmes, dans la presque totalité de son volume.

Chez un Dentirostre, par exemple, le réservoir claviculaire occupe (par son énorme prolongement précardiaque et ses diverticulescostaux), dans la cage thoracique, un volume bien supérieur à celui des sacs diaphragmatiques.

Chez un Rallidé, les seuls prolongements costaux du sac claviculaire sont aussi volumineux que les vésicules diaphragmatiques antérieures.

Enfin, chez presque tous les oiseaux le sac claviculaire est absolument intra-thoracique, hormis ceux, assez peu nombreux, où il forme une poche péri ou précervicale.

Quelles sont donc les raisons qui pourraient empêcher ce sac de suivre d'une façon synchrône, les mouvements de dilatation ou de déplétion thoraciques aux mêmes titres que les sacs diaphragmatiques, durant les différentes phases de l'acte respiratoire ?

Mais si, le sac claviculaire paraît généralement soumis à l'influence des mouvements sterno-costaux, les *vésicules diaphragmatiques postérieures ne paraissent pas toujours être soumises aussi directement à cette influence.*

Elles sont en effet le plus généralement thoraco-abdominales, ce qui suscite une certaine difficulté pour l'explication

des mouvements synchroniques avec ceux de leurs congénères antérieurs.

Je ne bâtis aucune théorie, je me contente de signaler cette opposition si nette entre les résultats fournis par l'anatomie comparée et ceux que nous a donnés la physiologie, et je dis que :

I. *Si les réservoirs diaphragmatiques sont seuls antagonistes des sacs extrêmes, ils ne peuvent provoquer dans l'air de ceux-ci autre chose qu'un mouvement d'oscillation.*

II. *Les rapports anatomiques du réservoir claviculaire et de la cage thoracique sont*, dans l'immense majorité des cas, *aussi intimes que ceux des réservoirs diaphragmatiques, si bien qu'il paraît impossible de les séparer de ceux-ci au point de vue fonctionnel.*

On s'accorde encore à admettre que les vésicules diaphragmatiques jouent un rôle prépondérant dans le chant des oiseaux en fournissant l'air à leur larynx.

Or les oiseaux chanteurs par excellence sont précisément pourvus de sacs diaphragmatiques relativement restreints alors que chez eux le diverticule précardiaque du sac claviculaire atteint un énorme développement. Dans ce cas, encore, celui-ci ne saurait être séparé fonctionnellement de ses congénères diaphragmatiques.

J'arrive enfin à cette partie de mon sujet qui traite de l'influence de la pneumaticité sur la facilité et la puissance du vol.

La comparaison de la pneumaticité relative de divers oiseaux, par un procédé assez spécial, *m'a permis de voir que les capacités aériennes des individus bons volateurs étaient supérieures à celles des mauvais volateurs.*

J'ai remarqué de plus que les *oiseaux voiliers étaient*, le plus souvent, *pourvus d'une énorme aération sous-cutanée.*

Il semble donc assez net que l'air intra-sacculaire doit jouer un rôle, que je ne saurais déterminer, mais qui n'en existe pas moins, sur la facilité du vol de ces oiseaux.

A cela je veux ajouter la constance du grand développement des diverticules externes sous les muscles alaires des

individus à vol puissant ; diverticules dont la dilatation augmente la surface d'insertion des muscles des leviers des ailes ; *et je suis amené à croire à l'influence de ces diverticules sur l'économie du travail musculaire par la répartition de celui-ci sur une plus grande surface.*

Au cours de ce travail j'ai indiqué quelques autres particularités moins importantes qui ne sauraient trouver place ici.

Il apparaît donc que l'anatomie comparée des réservoirs aérifères (qui n'avait pas été étudiée jusqu'à ce jour), était capable de fournir, tant à la zoologie qu'à la physiologie, de nombreux et très utiles renseignements.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1623. Coiter. — *Externarum et internarum principalium humani corporis partium tabula*, Nuremberg, 1623, p. 13.

1651. Harvey. — *Exercitationes de generatione animalium*, 1651, Amst., p. 4.

1663. Thomas Bartholin. — *De pulmone substantia et motu*, 1663, Copenhague, p. 22.

1666. Perrault. — *Mém. de l'Acad. des sciences*, t. III, 2e part. p. 165.

1672. Méry. — *Hist. de l'Acad. des sc.*, t. I, p. 151.

1676. Gaspard Bartholin. — *Bibliotheca anatomica Mangetti*, t. I, *nova diaphragmatis structura*, p. 29-33.

1686. Méry. — *Hist. de l'Acad. des sc.*, t. II, p. 63.

1687. H. Fabrice d'Aquapendente. — *De respiratione et ejus instrumentis* (*Œuvres complètes*, édit. de J. Bohn-Lipsiæ).

1772. Vicq-d'Azyr. — *Premier mémoire pour servir à l'Anatomie des oiseaux*, in. Mém. Acad. sc., p. 617.

1773. Vicq-d'Azyr. *Deuxième mémoire pour servir à l'Anatomie des oiseaux*, in. Mém. Acad. sc., p. 570.

1773. Camper. — *Mémoire sur la structure des os dans les oiseaux* (*Acad. des sc. Mém. des sav. étrang. pour* 1773, Paris, 1776, t. VII, p. 328).

1774. J. Hunter. — *An account of certain receptacles of air in birds wich communicate with the lungs and are lodged both among the fleshy parts and the hollow bones of the animals* (*Philosoph. transact.*, 1774, t. LXIV et *Œuvres complètes*, traduites par Richelot, t. IV, p. 250).

1783. Merrem. — *Ueber die Luftwerkzeuge der Vögel* (*Samlung vermischter Abhandlungen zur Aufklärung der Zoologie*, Berlin, 1784, p. 323-332).

1784. Michel Girardi. — *Saggo di osservazioni anatomische intorno agli organi della respirazione degli uccelli* (*In Memorie di mathematica e fisica delle Societa Italiana*, Verona, 1784, t. II, part. 2, p. 732).

1788. Malacarne. — *Conferma delle osservaz. anatom. intorno agli org. della respiraz. degli ucceli* (*Mem. di Verona*, 1784, t. IV, p. 32).

1802. J.-A. Albers. — *Versuche über das Athemhohlen der Vögel* (*Beitr. zur Anat. und Phys. der Thiere*, Bremen, 1802, p. 107).

1803. Vrolik. — *Camper's und Hunter's Gedanken über den Nutzen der Röhren Knochen bei Vögeln* (*Reil's Arch.*, t. VII, p. 468).

1804. Schneider. — *Vermischte Abhandl.*, Berlin, 1804, p. 137-160.

1805. Cuvier. — *Anatomie comparée*, 1805, 1re édit., t. IV, p. 327 et suivantes.

1811. Nitsch. — *Osteografische Beit. zur Naturgesch der Vögel*, Leipzig, 1811.

1812. Tiedemann. — *Anat. und Naturgeschichte der Vögel* (*Zoologie*, 1812, t. II, p. 601 et suiv.)

1816. Lehman-Fuld. — *Dissert. de organis quibus Aves spiritum ducunt*, Würzbourg, 1816, 31 p., 6 pl.
1818. Geoffroy-Saint-Hilaire. — *Philosoph. anat.*, pl. VII, Paris, Baillière.
1825. Colas. — *Essai sur l'organisation du poumon des oiseaux* (*Journal complément. du Diction. des sc. médic.*, 1825, t. XXIII, p. 97 et 290).
1831. Richard Owen. — *Proceedings of Zool. society*, (part. 1, 1830-31).
1832. Retzius. — *Mémoire de l'Acad. de Stockholm*, p. 159, pl. III.
1835. Richard Owen. — Art. Aves (*Todd's Cyclop. of Anat. und Physiol.*, 1836, t. I, p. 342).
1836. Jacquemin. — *Mémoire sur la pneumaticité des oiseaux*, p. 285, in *Nova acta Acad. Leop. carol. Nat. cur.*, t. XIX.
1838. Lereboullet. — *Anat. comp. d'app. resp. des animaux vertébrés.* Th. de Doct.
1835. Richard Owen. — *On the anatomy of the Concave Hornbill* (*Transactions of the zool. soc. of London*, I, p. 117).
1841. Richard Owen. — *On the anatomy of the southern apteryx* (*Transact. of the zool. soc. of Lond.*, II, 1841).
1846. N. Guillot. — *Mémoire sur l'app. respirat. des oiseaux* (*Ann. des sc. natur.*, 1846, 2e série, t. V, p. 25).
1847. Sappey. — *Recherches sur l'appar. respir. des oiseaux*, Paris, Germer-Baillière, 1847.
1848. Eudes Deslongchamps. — *Sur les poches aériennes sous-cutanées du Fou de Bassan* (p. 23, *Mém. de la Société linnéenne de Normandie*, 2e série, t. VIII, 1848).
1849. Rainey. — *On the minute anatomy of the lung of the bird* (*Médico-chirurgical transactions*, 1849, t. XXXIII, p. 47).
1851. Rouget. — *Le diaphragme chez les mammifères, les oiseaux, les reptiles* (p. 15, *Revue médicale de Paris*, 1851).
1857. H. Milne-Edwards. — *Leçons de physiol. et anat. comp.*, t. II, p. 341.
1859. F.-A. Longet. — *Respiration des oiseaux*, t. I, 2e part., p. 476, in *Traité de physiologie*, 2e édit. Masson.
1860. Fatio (V.-P.). — *De avium corpore pneumatico* (*Dissert. inaugur.*, Berolini Lange).
1860. Schrœder. — *Ueber die Struktur die Vögellungz*, p. 92 (*Arch. f. d. holländischen Beiträge zur Natur. z. Heilk.*, Utrecht).
1861. Biebel. — *Zur Osteologie der Gattung Monassa*, p. 121 (*Zeitschrift f. d. Naturwissenschaft*).
1864. Nitsch (C.-L.). — *Zur Anatomie von Vultur fulvus* (*Zeitsch. f. d. Naturw*, XXI).
1865. A. Milne-Edwards. — *Observations sur l'appareil respiratoire de quelques oiseaux* (*Ann. des sc. natur. zool.*, 5e sér., t. III).
1865. Paul Bert. — *Sur quelques points de l'anatomie du Fou de Bassan* (*Bull. soc. philom.*, t. II, p. 143),
1866. Parker (W.-K.). — *On the osteology of gallinaceous birds and Tinamous*, t. V, p. 149 (*Transact. of the zoolog. soc. of London*).
1867. A. Milne-Edwards. — *Note additionnelle sur l'appareil respiratoire de quelques oiseaux* (*Ann. d. sc. nat.*, 1867, VII).
1869. Henri Sicard. — *Des organes de la respiration dans la série animale* (*Thèse de conc. agrég. de méd.*, Faculté de Montpellier).
1873. Marey. — *La machine animale, Locomotion terrestre et aérienne* (*Biblioth. scientif. internationale*, Paris).
1824. Paul Bert. — *Recherches expérimentales sur l'influence que les modifi-*

cations dans la pression barométrique exercent sur les phénomènes de la vie (*Ann. d. sc. nat.*, t. XX).
1874. Alix. — *Essai sur l'appareil locomoteur des oiseaux*, Masson, édit.
1875. Campana. — *Physiologie de l'appareil respiratoire des oiseaux*, Paris, 1875. Masson, édit.
1877. Strasser. — *Ueber die Luftsäcke der Vögel*, Leipzig, 1877.
1879. Boulart. — *Note sur un système particulier des sacs aériens* (*Bull. de soc. philom.*, 7e sér., t. III, p. 129 et 190).
1880. Plateau. — *Procédé pour la préparation et l'étude des sacs aériens des oiseaux* (*Zoologischer Anzeiger*, III, n° 57, p. 286).
1882. Huxley. — *On the respiratory organs of Apteryx* (*Proced of zool. soc. Lond.*, III, p. 560).
1884. Beddard. — *Contribution to the anatomy of* Scopus umbretta (*Proceed. soc. Lond.*, p. 548).
1884. Weldon. — *On some point of the Anatomy of Phœnicopterus and its allies* (*Proceed. zool. soc. Lond.*, for 1883, p. 638-652, t. LIX-LX).
1884. A. Milne-Edwards. — *Sur les sacs respiratoires du Calao rhinoceros* (*Compt. rend.*, t. 99, p. 833.
1885. H. Filhol. — *Mission de l'île Campbell* (*Anatomie des Manchots*, t. III, 2e part., p. 314).
1885. Maurice Cazin. — *Observations sur l'anatomie du Pétrel géant* (*Bibl. de l'Ec. d. H. et sciences natur.*, t. XXXI, art. 9, p. 11 et 22).
1888. Léon Brasse. — *Compt. rend. de soc. biol.*, 8e série, t. V, p. 660.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — *Face inférieure du cou de l'*Ibis rose, dont les muscles ont été disséqués pour montrer le canal cervical inférieur Ce. — V*i*, vertèbres cervicales injectées; *mc*, muscles intervertébraux; *fm*, faisceaux musculaires abaisseurs du cou; *ac*, artères carotides; SC, sacs cervicaux.

Fig. 2. — *Aération sous-musculaire et sous-cutanée de la face latéro-dorsale gauche du* Pygargue commun. — *l*, lacune aérifère ; *dp*, deltoïde postérieur ; *tb*, triceps brachial; *gda*, grand dorsal antérieur; *gdp*, grand dorsal postérieur; *gf*, grand fessier (rabattu); *i*, iliaque; *le*, triceps crural.

Fig. 3. — *Coupe transversale du* Corlieu *au niveau de l'avant-dernière vertèbre cervicale.* — CV, sac cervical; C, sac claviculaire; *cm*, canal médullaire; *de*, diverticule post-cervical; D*s*P, diverticule sous-pectoral; *cr*, vertèbre sectionnée; Mc, muscles cervicaux inférieurs; *g*P, grand pectoral; *p*P, petit pectoral ; *s*C*l*, clavicule; S, sternum; B, bréchet; Œ, œsophage; T, trachée.

Fig. 4. — *Coupe transversale du* Corlieu *au niveau de la première vertèbre dorsale.* — P, poumon; C, sac claviculaire; D*s*P, diverticule sous-pectoral; *sv*, vertèbre sectionnée; *co*, côte; S, sternum; Œ, œsophage; *v,v,v*, vaisseaux de la base du cœur; *pc*, face postérieure du péricarde.

PLANCHE II

Fig. 1. — *Diverticules axillaires de la* Cresserelle, *vus sur leur face latérale* et après avoir enlevé seulement les muscles grand dorsal postérieur, trapèze et tenseur de la membrane alaire. — *pit*. prolongement inter-tendineux; *ph*, prolongement huméral; *pst*, prolongement sous-trapézien; *plp*, prolongement latéral du diverticule sous-pectoral; *m*D*p*, muscle deltoïde postérieur; *cg*D, grand dorsal; *m*CB, coraco-brachial; *m*P, grand pectoral.

Fig. 2. — *Diverticules axillaires de la* Cresserelle, après avoir disséqué le grand pecroral. — Mêmes désignations que dans la figure précédente. *psp*, diverticule sous-pectoral; *mp*P, muscle petit pectoral; S, sternum; *asc*, artères sous-clavières; *ath*, artères thoraciques.

Fig. 3. — *Diverticule sous-pectoral de l'*Ara militaire pour comparer avec celui de la Cresserelle. — D*s*P, diverticule sous-pectoral; *m*P, muscle grand pectoral (rabattu); *mp*P, muscle petit pectoral; S, sternum.

Fig. 4. — *Diverticules post-cervicaux de la* Mouette a tête noire. — DC, diverticules post-cervicaux; *m*P, muscles longs postérieurs du cou.

PLANCHE III

Fig. 1. — *Prolongements sous-musculaires et sous-cutanés des diverticules axillaires de la* Cigogne blanche. — SA*s*C, saccules axillaires sous-cutanés; *dp*T, diverticule péritrachéen; *mg*D, grand dorsal; *m*T, triceps huméral; *m*P, grand pectoral.

Fig. 2. — *Diverticules axillaires du* Pygargue commun. — D*s*P, diverticule sous-pectoral; DA, diverticule donnant l'aération aux lacunes des faces latérales et aux lacunes sous-musculaires; DI, diverticules inter-costaux; C, cou; F*c*, os furculaire; S, sternum; B, bréchet; *ft*P, faisceaux tendineux du grand pectoral; *g*P, grand pectoral; *lp*, lambeau de peau rabattu.

PLANCHE IV

Fig. 1 et 2. — *Dissection des sacs aériens contenus dans la cavité abdominale de la* Pie (fig. 1) *comparativement à celle des mêmes organes chez le* Geai (fig. 2). — AG, sac abdominal gauche; AD, sac abdominal droit; DG, sac diaphragmatique gauche; DD, sac diaphragmatique droit; DP, diverticule précardiaque; G, gésier; F, foie; I, intestin.

Fig. 3. — *Dissection des sacs aérifères du* Corbeau freux. — Mêmes désignations que dans les figures précédentes. — C, portion inter-furculaire du sac claviculaire; M et N, points indiquant les lignes d'insertion des membranes qui cloisonnent plus ou moins complètement le diverticule précardiaque; *ds*P, diverticule sous-pectoral; S, sternum dont le bréchet a été sectionné; *g*P, grand pectoral; *p*P, petit pectoral.

Fig. 4. — *Représentation demi-schématique des sacs aériens de l'*Autruche. — Mêmes désignations que dans les figures précédentes; DCA, diverticules cervico-abdominaux.

CONSIDÉRATIONS

SUR

L'EMBRANCHEMENT DES TROCHOZOAIRES

Par M. LOUIS ROULE

---

§ 1. — Introduction.

I. J'ai été amené, dans un récent mémoire (19) consacré à l'étude du développement des Annélides, à examiner sous une nouvelle forme les relations existant entre ces animaux, les Mollusques, et les classes satellites. Le résultat de cet examen a été d'établir un embranchement nouveau, celui des Trochozoaires, destiné à renfermer toutes ces classes. Ce but n'est atteint qu'en démembrant l'ancien embranchement des Vers; certains des groupes ainsi créés (Plathelminthes, Némathelminthes, Chœtognathes) acquièrent une véritable autonomie et deviennent indépendants, alors que l'ensemble des Vers annelés polymériques et monomériques doit être rapproché des Mollusques pour former avec eux un seul et même type.

Ce n'est point là une idée nouvelle et m'appartenant tout entière; la nécessité d'une pareille division s'imposait presque, étant donnés les travaux publiés sur le développement des Vers durant ces vingt dernières années. Mais il paraissait excessif, et il peut paraître excessif encore à un grand nombre de naturalistes de ranger sous un nom commun, en

un même groupe, des formes aussi dissemblables et aussi éloignées les unes des autres que les Annélides et les Mollusques par exemple, ou que les Géphyriens armés et les Bryozoaires. Les relations entre ces diverses formes n'existent en effet qu'au début même de leur évolution embryonnaire; elles s'atténuent à mesure que cette évolution approche de sa fin, et sont souvent effacées chez l'adulte. L'organisation d'une Annélide est loin de correspondre à celle d'un Mollusque; tout ou presque tout diffère en elles, et c'est à peine s'il est permis de comparer entre eux les seuls organes excréteurs de ces deux sortes d'êtres.

Il faut cependant remarquer qu'il s'agit ici de la création d'un embranchement, c'est-à-dire d'un groupe primaire, ayant la valeur de celui des Vertébrés, par exemple, ou de celui des Échinodermes. Il est donc naturel que les caractères propres à cet embranchement apparaissent de bonne heure chez la larve, et se montrent aussitôt après que l'arrangement organique particulier aux Cœlomates ait pris naissance; ils doivent se former hâtivement, et imprimer leur signification aux premiers processus embryonnaires. Aussi, les larves des animaux placés dans le groupe des Trochozoaires présentent-elles un certain nombre de dispositions communes, qui leur donnent à toutes un grand air de ressemblance. Puis, suivant les classes, chacune de ces larves subit une évolution ultérieure différente; les homologies primordiales sont alors masquées peu à peu, et souvent l'adulte ne montre plus aucune trace de l'ancienne similitude.

Il est inutile d'exposer ici les considérations qui déterminent à caractériser les principales divisions du règne animal par des faits tirés du développement embryonnaire. L'évolution phylogénétique a procédé du simple au complexe; c'est aux documents fournis sur elle qu'il faut seulement s'adresser lorsqu'il s'agit d'apprécier les rapports naturels des animaux entre eux; or, l'étude du développement embryonnaire est, dans la grande majorité des cas, le seul moyen mis à notre disposition pour savoir comment cette évolution s'est effec-

tuée. Et, dans une pareille étude, il convient avant tout de s'adresser aux larves; car les embryogénies condensées ne montrent souvent que les processus ultimes de la genèse des organes, les stades primordiaux étant omis ou à peine indiqués.

Il est nécessaire cependant d'examiner, au préalable, les deux procédés généraux suivant lesquels s'est effectuée l'évolution phylogénétique de la plupart des Cœlomates. Dans un cas, les Vertébrés par exemple, la structure primaire des types ancestraux, reproduite chez les larves de certains d'entre eux, est conservée tout entière par l'adulte; elle se complique à l'extrême, mais persiste dans ses grands traits. Aussi les adultes des diverses classes présentent-ils un plan organique constant; il suffit de les comparer entre eux pour apprécier en gros leurs relations naturelles. Il en est encore de même pour d'autres embranchements, mais non pour les Trochozoaires. Le plan organique des larves est conservé parfois, et détruit ailleurs; il en résulte de grandes dissemblances dans la structure définitive si l'on se borne à comparer entre eux les individus parfaits, alors que les embryons offrent des affinités indiscutables.

Ce fait n'est pas, du reste, particulier aux Trochozoaires; on le retrouve également chez les Chordés. Les larves des Tuniciers et celles des Vertébrés acrâniens sont presque semblables au début de leur formation; elles présentent les mêmes organes, produits de la même manière aux dépens des mêmes feuillets blastodermiques, et placés de la même façon. Et pourtant les bandelettes mésoblastiques des jeunes Tuniciers se désagrègent, leur notocorde et la majeure partie de leur neuraxe se détruisent, alors que rien de semblable ne se manifeste chez les embryons de l'Amphioxus ni chez ceux des autres Vertébrés. Le résultat est connu; les Tuniciers et les Vertébrés adultes sont tellement différents les uns des autres que pendant très longtemps ils ont été placés dans des groupes distincts; bien que tous deux dérivent d'un même type ancestral, dont l'organisation est reproduite dans le développement larvaire.

L'opposition entre la dissemblance de structure définitive et la similitude d'organisation larvaire n'est donc pas capable de créer une objection, puisqu'on la retrouve à un égal degré chez d'autres types de Cœlomates. Les Chordés ont été pris ici comme principal exemple; mais les Arthropodes permettent d'arriver au même but si l'on compare une Linguatule à un Trachéate, ou une Sacculine à un Crustacé normal.

Rien ne s'oppose donc à ce qu'un embranchement naturel soit établi en s'aidant des seuls caractères embryonnaires, quelles que soient les différences présentées par les organismes adultes. — Et quant au nom « Trochozoaires » donné à celui qui m'occupe, il dérive de l'expression « *Trochozoon* » adoptée par Hatschek (9) pour désigner l'ancêtre hypothétique des animaux appartenant à cet embranchement, ancêtre représenté dans la nature actuelle par la larve *Trochophora* commune à tous ces êtres.

II. Il faut remonter jusqu'à une vingtaine d'années pour trouver, dans les travaux des embryogénistes, les premiers indices de la question qui m'occupe. Claparède et Metschnikoff (4) d'un côté, Kovalewsky (12) d'un autre, publièrent d'abord des mémoires sur les diverses formes de larves offertes par les Annélides; ils permirent ainsi de soupçonner les relations existant entre ces larves et celles d'autres Invertébrés, mais sans trop pouvoir les préciser. Il faut arriver jusqu'à un mémoire de Salensky (20), daté de 1873, et à une observation isolée faite par Semper (22) vers la même époque, pour trouver des indications nettes. Salensky, après avoir examiné en détail le développement des Rotifères, montre la ressemblance frappante établie entre ces êtres parvenus à l'état parfait et les larves de Mollusques; Semper décrit un type de Rotifère pélagique, la *Trochosphæra æquatorialis*, presque semblable à certains embryons libres de Mollusques et d'Annélides.

L'impulsion dans cette voie était ainsi donnée. Elle fut notamment suivie, en France, par MM. Giard et Barrois, et

surtout par le premier de ces naturalistes. Vers 1876, M. Giard (6), après avoir exposé des recherches effectuées sur le développement de diverses Annélides, conclut en disant que les caractères offerts par les embryons de ces animaux les rapprochent intimement de ceux des Mollusques, car les concordances morphologiques sont nombreuses entre eux ; le savant professeur ajoute, au surplus, qu'il convient de chercher parmi les Rotifères les ancêtres communs aux Annélides et aux Mollusques. La même idée se retrouve dans les travaux publiés, vers la même époque, par M. J. Barrois (2), et consacrés au développement des Bryozoaires ; ces êtres montrent, d'après cet auteur, de grandes affinités avec les Brachiopodes, et dérivent comme ces derniers d'un même type ancestral représenté par les Rotifères dans la nature actuelle.

Cette conception découle, selon toute apparence, de celle déjà admise par M. Giard; et, on le voit, ce dernier proclamait, en 1876, l'existence de relations étroites entre les larves des Annélides, des Mollusques, des Bryozoaires et des Brachiopodes. Ces quatre groupes représentaient autant de formes issues d'une même souche, et à cette souche initiale correspondaient des êtres semblables, selon toutes probabilités, aux Rotifères.

C'était là une idée fort juste, comme l'ont prouvé les recherches effectuées par la suite ; mais, forcément incomplète encore à cause de la pénurie des matériaux, elle ne permettait pas de créer sans objection un embranchement naturel destiné à renfermer toutes ces classes ; non seulement les documents relatifs aux processus embryonnaires primordiaux étaient alors insuffisants, mais on ignorait presque en entier le mode de genèse de certains animaux voisins des Annélides, tels que les Géphyriens. Cependant M. Giard, désireux d'exprimer d'une façon simple les rapports établis entre les Annélides et les Mollusques, et soucieux de montrer combien les premiers de ces êtres diffèrent des Arthropodes à côté desquels on les plaçait d'habitude, publia une classification des-

tinée à partager en deux groupes l'ensemble des Cœlomates. Le premier de ces groupes, ou *Hymenotoca,* caractérisé par la présence d'une membrane amniotique, renfermait, entre autres, les Arthropodes et les Vertébrés; et le second, désigné sous le nom de *Gymnotoca*, présentait comme particularité principale d'être dépourvu de cette membrane. Ce deuxième groupe contenait les Annélides, les Mollusques, les Rotifères, les Brachiopodes, et toutes les classes satellites; à côté d'elles se trouvaient en sus les Némathelminthes et les Chœtognathes.

Cette classification n'a pas été trop suivie et ne doit plus être adoptée aujourd'hui. La présence ou l'absence d'une enveloppe amniotique embryonnaire ne sont pas des caractères suffisants pour établir les principales divisions des Cœlomathes; certains *Hymenotoca*, les Ichthyopsidés par exemple, sont privés d'une telle enveloppe; et divers *Gymnotoca*, tels que les Géphyriens du genre *Sipunculus*, en possèdent une. L'apparition d'un amnios semble être plutôt le résultat d'une adaptation physiologique secondaire qu'un processus primordial du développement; et, en tous cas, elle est trop susceptible de varier dans un même embranchement naturel pour qu'on lui accorde une aussi grande importance.

Mais, malgré cette objection, un grand progrès était réalisé, et on devrait même dire le plus grand; les Annélides venaient d'être séparées des Arthropodes pour se trouver rapprochées des Mollusques, leurs alliés directs; de plus, les classes satellites, et surtout les Brachiopodes et les Bryozoaires, étaient mises en leur véritable situation, celle qui leur revient dans une classification naturelle.

Cependant il devenait nécessaire, pour bien étayer une pareille conception qui conduisait à démembrer tous les anciens groupes des Invertébrés, d'étudier avec plus de précision que par le passé les premiers phénomènes du développement de ces animaux. Aussi, un grand nombre d'observateurs se sont-ils appliqués à rechercher en quoi consistent ces pre-

miers phénomènes; et parmi eux, autant au point de vue du nombre et de l'importance des observations que de la netteté des idées générales, il convient de citer en première ligne M. Hatschek (9). Dans une série de mémoires consacrée à l'évolution larvaire du *Polygordius*, prise comme type d'embryogénie dilatée; puis à celle du *Criodrilus,* type d'embryogénie condensée; et enfin à l'ontogénie de diverses autres Annélides, des Bryozoaires, des Géphyriens, et des Mollusques, ce naturaliste a précisé mieux que ses devanciers la valeur des rapports reliant entre eux tous ces animaux. Il a montré que les formes larvaires de ces êtres doivent être considérées comme des modifications d'un type unique auquel il donne le nom de *Trochophora*, et qui reproduit dans la nature actuelle l'organisation d'un ancêtre hypothétique, ou *Trochozoon*, dont proviendraient ces diverses classes.

Donc, en 1881-82, les faits paraissaient bien acquis; le stade *Trochophora* se retrouvait d'une manière constante dans le développement larvaire, et il était permis de concevoir par approximation la nature des rapports naturels établis entre les divers groupes de Trochozoaires. Mais, à cette époque, les frères Hertwig (10), avec leur théorie du cœlome, vinrent tout changer. Pour ces auteurs, on le sait, il convient d'accorder une très grande importance au mode de formation du cœlome et aux processus génétiques des feuillets blastodermiques. Ainsi les Brachiopodes, dont la cavité générale prend naissance par le procédé entérocœlien, doivent-ils être séparés des Mollusques et des Bryozoaires; et de plus, ces derniers animaux, étant munis d'un mésoderme mésenchymateux, ne peuvent rester à côté des Annélides dont le mésoderme est épithélial.

C'était tout remettre en question; et la grande autorité des frères Hertwig sur de pareils sujets contribuait pour beaucoup à faire accepter leurs opinions par bon nombre d'embryogénistes. — Les naturalistes se trouvaient donc en présence de deux appréciations bien différentes. L'une, basée de préférence sur l'aspect général offert par les larves, por-

tait à placer les Mollusques non loin des Annélides ; l'autre, appuyée sur des considérations tirées des processus évolutifs du mésoderme et du cœlome, engageait par contre à séparer ces deux groupes l'un de l'autre, et à les considérer comme n'ayant entre eux aucun lieu d'union. Il était nécessaire, pour résoudre cette difficulté, de rechercher d'abord si les procédés suivant lesquels se constitue le feuillet blastodermique moyen sont vraiment les phénomènes principaux du développement embryonnaire, ceux auxquels il convient d'accorder la plus grande importance ; et il fallait voir ensuite si le mode de formation du feuillet moyen chez les Annélides est aussi différent de celui offert par les Mollusques que le prétendent les frères Hertwig.

Hatschek, et plusieurs autres embryogénistes avec lui, avaient déjà présenté comme un fait constant l'existence d'initiales mésoblastiques chez les larves des Annélides, des Mollusques, et de la plupart des classes satellites ; mais il était utile de revenir sur ces observations, et de vérifier avant tout l'exactitude des assertions émises par les frères Hertwig. Les principaux travaux relatifs aux Annélides, et publiés depuis 1882 sur un pareil sujet, sont ceux de Salensky (20) et de Kleinenberg (11). Les travaux du premier de ces auteurs tendent à faire croire que le mésoderme est un feuillet ambigu, n'ayant point d'origine déterminée, et provenant tantôt de l'ectoderme, tantôt de l'endoderme ; les recherches du second, sans trop insister sur l'extrême début du développement du mésoderme, portent à rapprocher les Annélides des Méduses, et à considérer l'évolution ontogénétique de ces êtres comme une alternance de générations.

Les choses étaient donc plus compliquées encore qu'en 1881, moment où les frères Hertwig changeaient de fond en comble la manière suivant laquelle on doit envisager les faits embryogéniques. Il devenait nécessaire d'examiner avec attention l'origine du mésoderme et du cœlome chez les animaux en question, et de s'attacher de préférence à l'élucider pour ce qui touche aux Annélides, car là était le point

controversé; les naturalistes sont en effet presque d'accord, au point de vue du développement des feuillets chez les larves, pour la plupart des autres classes de Trochozoaires.

Je me suis appliqué à cette étude. J'ai choisi comme objet de mes recherches une Annélide oligochœte appartenant à la famille des Enchytrœidiens, et j'ai essayé de résoudre le problème, c'est-à-dire d'élucider deux choses :

1° S'il est vrai, comme le veulent les frères Hertwig, que les deux procédés génétiques (entérocœlien et schizocœlien) du cœlome soient les particularités les plus importantes de toute embryogénie; et s'il en est de même pour les deux modes évolutifs (épithélial et mésenchymateux) du feuillet blastodermique moyen.

2° Si l'origine du cœlome et le développement du mésoderme diffèrent suivant que l'on s'adresse aux Annélides ou aux Mollusques.

Les réponses à ces deux questions sont exposées dans mon mémoire (19). Il me paraît résulter de mes recherches que le cœlome des Mollusques, comme celui des Annélides et de la plupart des groupes satellites (sauf peut-être des Brachiopodes), est un schizocœle; en outre, le processus évolutif du mésoderme n'est point un fait important, puisque le feuillet moyen de certaines Annélides (*Polygordius*) se constitue suivant le type épithélial, tandis que celui de diverses autres Annélides (*Enchytrœides*) se développe suivant le type mésenchymateux, comme chez les Mollusques. La différence tient peut-être à l'abbréviation de l'embryogénie dans ce dernier cas; mais puisque la structure initiale du mésoderme est susceptible de varier, en un même groupe naturel, suivant la plus ou moins grande condensation des stades embryonnaires, il n'en est pas moins vrai qu'on ne doit lui accorder aucune importance principale.

Les différences établies par les frères Hertwig entre les Annélides et les Mollusques ne paraissent donc pas devoir être conservées; et il est permis de revenir aux idées premières de M. Giard et de M. Hatschek. Mais alors s'ajoutent

aux conceptions primitives de ces deux naturalistes d'autres idées suggérées par des travaux plus récents; et il est presque possible, du moins à ce qu'il me semble, de concevoir avec assez de précision la valeur des relations naturelles existant entre les diverses classes qui rentrent dans le nouvel embranchement des Trochozoaires.

Ces classes sont les suivantes : *Archiannélides*, *Hirudinées*, *Chétopodes*, *Sternaspidiens*, *Géphyriens armés*, *Géphyriens inermes*, *Géphyriens tubicoles*, *Bryozoaires*, *Brachiopodes*, *Rotifères*, *Amphineuriens* et *Mollusques*.

§ 2. — Étude des caractères de l'embranchement.

I. L'embranchement des Trochozoaires, tel que je le délimite, est caractérisé par la présence d'une larve *Trochophora* au début des développements dilatés (et l'on retrouve ces développements dans presque toutes les classes mentionnées plus haut). Cette larve présente, comme particularités essentielles, trois dispositions principales, que l'on retrouve bien parfois chez les embryons d'autres animaux, mais toujours isolées et jamais rassemblées comme chez les *Trochophora*.

Ces dispositions tiennent :

1° *A la forme extérieure de la larve.* — L'ectoderme est recouvert en tout ou en partie de cils vibratiles, qui permettent au petit être de se déplacer et jouent ainsi le rôle d'organes locomoteurs. Fréquemment, ces cils ne forment point de revêtement continu à la surface du corps, mais se disposent en bandes circulaires cerclant la larve comme autant d'anneaux. Le nombre de ces anneaux, ou couronnes vibratiles, est variable; mais l'une d'elles (couronne orale), placée au niveau de la bouche et l'encadrant parfois, ne manque presque en aucun cas. Souvent cette dernière se continue avec une bande vibratile longitudinale et ventrale qui s'étend jusque dans la région postérieure du corps.

2° *Au mode de développement du mésoderme.* — Le feuillet moyen dérive, sauf chez les larves de certains Brachiopodes,

d'un petit nombre d'initiales; celles-ci appartiennent d'abord au feuillet interne (endoderme primitif, ou mésendoderme), puis elles le quittent pour pénétrer dans la cavité blastocœlienne lorsqu'elle existe, ou pour s'insinuer entre l'ectoderme et l'endoderme définitif; chacune d'elles se segmente alors en un petit amas cellulaire, la bandelette mésodermique, qui donnera naissance aux éléments du mésoderme. D'habitude les initiales, au nombre de deux, sont placées symétriquement de part et d'autre de la ligne médiane; parfois elles sont en quantité un peu plus grande. Le cœlome schizocœlien se creuse ensuite, soit dans les amas réguliers de blastomères qui proviennent de la division des initiales, soit entre les divers groupes d'éléments mésenchymateux qui dérivent de la dissociation des bandelettes mésodermiques.

En outre, il apparaît, chez la plupart des *Trochophora* et quelque peu avant la formation des initiales, un mésenchyme blastocœlien constitué par un assez grand nombre de cellules; ces dernières sont fournies d'une façon irrégulière par le mésendoderme, et rappellent ainsi celles qui produisent le mésoderme parenchymateux des Plathelminthes.

3° *A la présence hâtive d'un appareil excréteur*, ou *rein céphalique*. — Cet appareil est constitué par deux tubes symétriques, qui tirent le plus souvent leur origine de la région où les initiales mésodermiques ont pris naissance, et s'ouvrent au dehors tout en s'avançant dans le blastocœle. Plus tard, lorsque le cœlome commence à grandir au détriment de la cavité blastocœlienne, ces tubes se mettent en rapport avec lui et débouchent dans son intérieur; le canal qui les parcourt est creusé dans le protoplasma même des cellules qui les composent, et doit être considéré comme un canal intracellulaire. Ces organes excréteurs embryonnaires, qui produisent plus ou moins directement ceux de l'individu parfait, n'ont pas encore été vus chez les larves de tous les Trochozoaires; on les a signalés seulement chez les Annélides, les Mollusques, les Géphyriens inermes et armés, les

Bryozoaires et les Rotifères; mais leur présence paraît être constante, si l'on en juge d'après la disposition des appareils rénaux de l'adulte.

Ces trois caractères réunis donnent à la larve *Trochophora* une originalité et une autonomie indiscutables. Il est bien certain que chacun de ces caractères se retrouve isolé chez d'autres animaux que les Trochozoaires, mais en aucun cas on ne les voit rassemblés. La présence de cils vibratiles sur l'ectoderme est aussi une particularité des larves de Plathelminthes et d'Echinodermes; mais, chez ces dernières, les cils sont rarement disposés en couronnes, et l'origine du mésoderme n'est plus la même; de plus, les larves d'Échinodermes sont privées de reins céphaliques. La genèse du feuillet moyen par un petit nombre d'initiales est vraiment spéciale aux Trochozoaires; les faits de ce genre signalés chez les Némathelminthes demandent à être mieux connus; et, en outre, les embryons de Nématodes, du moins ceux étudiés jusqu'ici, ne portent point de revêtement vibratile comparable à celui des *Trochophora*. Enfin, un appareil excréteur, ou rein céphalique, se développe chez les embryons des Vertébrés; mais il prend naissance beaucoup plus tard que chez les larves de Trochozoaires, et les Vertébrés inférieurs, tels que l'Amphioxus, en sont privés; de plus, les embryons ne portent point de couronnes vibratiles, et leur mésoderme ne provient pas de la segmentation d'un petit nombre d'initiales.

On le voit, chacun de ces caractères pris isolément ne suffit pas pour séparer la *Trochophora* des embryons d'autres animaux, mais il n'en est pas de même lorsqu'on les rassemble. Cette larve acquiert alors une disposition organique spéciale, qui en fait un type à part, n'ayant rien de commun avec les autres larves, si ce n'est l'ensemble des particularités propres à tous les Cœlomates. — Il reste maintenant à suivre ces trois caractères dans les diverses classes de Trochozoaires, afin d'en montrer d'abord la constance, et de signaler ensuite les modifications secondaires qu'ils sont susceptibles de présenter.

II. Le développement des **Archiannélides** a été bien étudié par Hatschek (9) et par Fraipont (5). Il résulte des observations de ces deux naturalistes que la larve du *Polygordius*, principal genre de cette classe, possède une large couronne vibratile placée à la hauteur de la bouche. Le mésoderme dérive de deux initiales, et se développe suivant le procédé épithélial; le cœlome ne contracte jamais de rapports avec la cavité archentérique, et doit donc être considéré comme un schizocœle. Enfin, le rein céphalique apparaît de bonne heure, se met d'abord en relation avec le blastocœle sans pourtant communiquer avec lui, et finalement entre en connexion avec le cœlome à mesure que ce dernier se développe et s'agrandit en prenant la place du blastocœle.

L'évolution embryonnaire des **Hirudinées**, condensée le plus souvent, a été étudiée par un grand nombre de naturalistes; mais les recherches les mieux conduites, au sujet des processus primordiaux, sont dues à Salensky (20) et à Nussbaum (14). Cette évolution se passe presque entière dans la cavité d'un cocon protecteur; la larve n'étant point libre et se dégageant de son enveloppe à un état déjà bien avancé, les cils vibratiles de l'ectoderme ne prennent pas naissance, sans doute à cause de leur inutilité fonctionnelle dans ce cas particulier. Les feuillets blastodermiques se comportent de la même façon que chez les Chétopodes à développement abrégé; les premiers blastomères issus de l'ovule segmenté se différencient rapidement en un ectoderme et un mésendoderme; de suite après, ce dernier se partage en endoderme définitif et deux initiales mésodermiques (*Clepsine complanata*), ou en endoderme définitif et bandelettes mésodermiques pluricellulaires (*Branchiobdella*). Tout en se segmentant, les éléments du feuillet moyen s'insinuent entre l'ectoderme et l'endoderme. Le cœlome se creuse dans les bandelettes par le procédé schizocœlien; et le mésoderme lui-même évolue suivant un type transitoire entre le mode épithélial et le mode mésenchymateux.

Le caractère de cette transition est offert par la disposition régulière des éléments autour des cavités cœlomiques zoonitaires, disposition qui rappelle ainsi celle des vrais mésodermes épithéliaux; mais qui en diffère par la superposition de ces cellules en plusieurs couches, et par la dissociation mésenchymateuse de certaines d'entre elles; ces dernières sont destinées à produire les tractus conjonctivo-musculaires de la cavité générale.

Le rein céphalique est disposé sur le même plan que celui de tous les Trochozoaires; il apparaît de la même façon et avec la même structure; mais, à cause de l'abbréviation du développement, il ne peut entrer en rapports avec un blastocœle absent, et se met de suite en relation avec les cavités cœlomiques zoonitaires.

Cette embryogénie diffère quelque peu de celle indiquée ci-dessus comme étant caractéristique; elle est incapable de mettre en doute les affinités des Hirudinées avec les Archiannélides et les Chétopodes, car ces relations sont déjà suffisamment établies par l'étude des formes adultes; mais elle tendrait à mettre en suspicion la valeur des particularités signalées plus haut comme propres aux embryons des Trochozoaires. Il faut se souvenir cependant que ces particularités appartiennent aux larves issues de développements dilatés, les seuls importants à examiner en de pareilles questions; et l'on sait que toutes les dispositions larvaires sont modifiées dans le cas de développements abrégés : or, telle est ici la circonstance. Les cils ectodermiques ont disparu parce que l'embryon, étant renfermé dans un cocon, ne mène point une vie libre; ils étaient inutiles, et manquent aux jeunes Hirudinées actuelles. Quant aux caractères tirés de l'origine du mésoderme et de la présence des reins céphaliques, ils concordent avec ceux offerts par la plupart des Chétopodes; on retrouve toujours les deux initiales primordiales, ou les deux bandelettes qui dérivent de la segmentation de ces initiales; et les reins céphaliques ne font jamais défaut.

Les **Chétopodes** présentent deux modes principaux de développement : l'un, dilaté, avec phases larvaires libres ; l'autre condensé, et semblable à celui des Hirudinées. Le premier se trouve de préférence chez les Polychœtes, le second chez les Oligochœtes. Ces deux modes, réunis l'un à l'autre par toute une série d'intermédiaires, ont été étudiés, au point de vue qui m'occupe, par un grand nombre d'observateurs.

Il semble résulter des recherches actuelles — pour ce qui touche le procédé avec phases larvaires — que l'origine du mésoblaste, celle du cœlome, et la structure du rein céphalique, concordent avec les faits correspondants déjà signalés chez les Archiannélides. Les couronnes vibratiles sont également bien formées ; et parmi elles, la bande placée à la hauteur de la bouche ne manque presque jamais.

Il n'en est pas ainsi pour les évolutions abrégées. Les cils vibratiles n'apparaissent point (Oligochœtes) lorsque l'embryon est renfermé dans un cocon protecteur semblable à celui des Hirudinées ; et l'on trouve toutes les transitions entre les larves munies de cils vibratiles et celles qui en sont dépourvues. Cette absence de cils n'est donc pas primordiale ; elle doit être considérée comme le résultat d'une action physiologique secondaire, et non comme un fait important, capable de battre en brèche la caractéristique des Trochozoaires donnée plus haut. De même que chez les Hirudinées, le rein céphalique apparaît de bonne heure, et se met de suite en relation avec le cœlome ; car le blastocœle, s'il a existé, manque toujours au moment de cette apparition.

Les modifications les plus profondes touchent à l'origine du mésoderme. Dans le cas d'un développement dilaté, deux initiales se séparent du mésendoderme ou endoderme primitif, et parviennent dans la cavité blastocœlienne ; puis chacune d'elles produit une bandelette, qui continue à proliférer par la segmentation de ses éléments, et se transforme en une masse pluricellulaire emplissant le blastocœle entier. Au fur et à mesure de cette extension, le cœlome schizocœlien se

creuse dans la bandelette, grandit et prend la place, en tant que cavité, du blastocœle qui diminue progressivement et disparaît. Telle est, résumée à grands traits, la série des phénomènes successifs qui interviennent dans une évolution dilatée.

On retrouve ces mêmes processus dans les embryogénies abrégées, mais ils n'y sont plus tous représentés ; certains d'entre eux, et leur nombre varie suivant les types considérés, sont omis et n'apparaissent point; et cette omission n'atteint jamais que les premiers processus, en commençant par celui du début. Lorsque le développement est fort peu condensé, la phase de genèse des initiales est seule absente ; lorsqu'il l'est beaucoup, non seulement ce premier stade n'est point retrouvé, mais aussi tous ceux qui lui succèdent, jusqu'au dernier; celui-ci, caractérisé par la présence de bandelettes pluricellulaires volumineuses au milieu desquelles se creuse le cœlome, est seul représenté. Entre ces deux extrêmes s'étale toute une série d'intermédiaires, dans lesquels l'omission devient de plus en plus grande à mesure que l'évolution est de plus en plus condensée, et cela à partir de la première phase des embryogénies dilatées.

Lorsque l'abréviation est portée à son maximum, chez un certain nombre d'Oligochœtes par exemple, l'ovule segmenté se transforme en une planule compacte dont les éléments sont disposés en deux feuillets : l'un périphérique ou ectoderme, l'autre central ou mésendoderme. Ce dernier se divise à son tour, par une véritable délamination, en un endoderme définitif placé autour de la cavité intestinale qui se perce à ce moment, et deux volumineuses bandelettes mésodermiques intercalées entre ce feuillet interne et l'ectoderme. Ainsi, à la suite de cette condensation que détermine la présence d'une grande quantité de vitellus nutritif, tous les stades primordiaux de la genèse du mésoblaste n'existent plus, et le dernier de ces stades persiste seul. Puis le cœlome se creuse dans les bandelettes par le procédé schizocœlien, et le feuillet moyen évolue lui-même comme celui des Hirudi-

nées, suivant un mode tenant à la fois du type épithélial et du type mésenchymateux, mais où ce dernier prédomine.

Le développement des feuillets est peu connu chez les **Sternaspidiens**; tout ce que l'on en sait découle des recherches de Rietsch (18), et dénote une grande ressemblance avec les faits correspondants signalés chez les Chétopodes à processus quelque peu condensés. Il en est de même pour l'aspect extérieur des larves et la disposition des organes excréteurs.

L'embryogénie des **Géphyriens armés** a été étudiée, en ces dernières années, par Hatschek (9) pour l'Échiure, et par Spengel (23) pour la Bonellie. Les observations les plus importantes, au point de vue qui m'occupe, sont celles de Hatschek.

Les larves des Échiures montrent la forme générale des *Trochophora* typiques; leur corps est entouré, au niveau de la bouche, par une couronne vibratile bien évidente. Les initiales mésodermiques prennent naissance de la même manière et dans la même région que chez les Archiannélides ou chez les Chétopodes à développement dilaté, et évoluent suivant le même procédé; le cœlome est un schizocœle découpé en chambres par des cloisons segmentaires, et le mésoderme se constitue, au moins dès le début, d'après le mode épithélial. Le rein céphalique apparaît de bonne heure, et présente des connexions semblables à celles signalées chez les larves d'Annélides.

La concordance est ici frappante ; l'embryogénie des Échiures est en effet très dilatée; elle présente une succession de phénomènes comparable à celle déjà connue chez les Archiannélides, et prouvant d'une façon indiscutable la constance des caractères propres aux *Trochophora*. Il n'en est plus ainsi pour les Bonellies, dont les œufs renferment une quantité assez grande de vitellus nutritif; un stade larvaire libre existe pourtant, et l'embryon se couvre de cils vibratiles. Le mésoderme proviendrait de l'ectoderme d'après Spengel, et apparaîtrait en un point correspondant au blastopore des *Trocho-*

phora; la comparaison des dessins publiés par cet auteur avec divers aspects offerts par les développements condensés des Chétopodes autorise à penser que la petitesse des éléments mésodermiques primordiaux l'a induit en erreur, car cette petitesse les rend presque semblables aux cellules ectodermiques voisines, et tendrait à faire croire qu'ils en proviennent. La vérité est sans doute que les éléments du feuillet moyen dérivent de l'endoderme primitif comme chez les autres Trochozoaires; il en est du reste ainsi pour l'Échiure; et, dans l'état actuel de nos connaissances embryogéniques, on ne comprendrait pas que le même feuillet blastodermique eût des origines différentes chez des animaux aussi voisins l'un de l'autre que l'Échiure et la Bonellie.

III. Les embryons des classes examinées jusqu'ici présentent, d'une façon constante, un mode spécial d'évolution du cœlome; cette cavité, au lieu de rester unique, se cloisonne avec régularité, au moyen des dissépiments transversaux, en chambres placées à la file les unes des autres; la présence de ces chambres, égales ou presque égales entre elles, donne au corps, dans la plupart des cas, un aspect annelé caractéristique. Souvent, chez les vraies Annélides par exemple, ces subdivisions secondaires de la cavité générale — qui apparaissent de bonne heure chez la larve — sont conservées durant toute la vie. Il n'en est pas de même pour les Sternaspidiens et les Géphyriens armés; leurs dissépiments se détruisent peu après leur apparition, et le cœlome de l'adulte devient unique après avoir été segmenté au début.

Ce mode n'existe plus chez les embryons des classes qui restent à étudier. Que le mésoderme se développe suivant le type épithélial ou suivant le type mésenchymateux, le cœlome ne se cloisonne pas en métamères placés à la file. Il se divise bien en lacunes, et cela assez souvent, au moyen de travées conjonctives; mais la disposition de ces lacunes ne rappelle en rien celle des vrais métamères, bien que les travées de séparation aient une origine semblable à celle des dissépiments

d'Annélides, étant constituées de même par une trame conjonctivo-musculaire que tapisse fréquemment un endothélium péritonéal.

Les recherches les plus complètes qui aient été publiées sur le développement des **Géphyriens inermes** sont dues à Hatschek (9); elles portent sur l'évolution des larves du *Sipunculus nudus*. Ces larves rappellent, comme aspect extérieur, les *Trochophora* des Annélides et des Géphyriens armés; seulement, une partie de leur ectoderme produit une enveloppe amniotique, qui ne paraît pas exister chez les autres types de Trochozoaires, et dont l'embryon se sépare du reste hâtivement. Le mésoderme est engendré par deux initiales, qui s'introduisent dans le blastocœle fort étroit, et donnent naissance aux bandelettes; le cœlome se creuse dans ces dernières sans entrer en connexions avec l'archenteron, et correspond à un schizocœle; le feuillet moyen est nettement épithélial. Les reins céphaliques se délimitent au sein des bandelettes mésodermiques encore petites, puis deviennent les deux organes segmentaires de l'adulte.

Les trois caractères des *Trochophora* se retrouvent donc chez les larves des Siponcles; il en est de même pour celles du *Phascolosoma elongatum* Kef., si l'on en juge d'après quelques observations dues à Selenka (21). Mais, — et la segmentation inégale de l'ovule le montre dès le début — il y aurait ici une légère condensation des processus, déterminée par la présence dans l'œuf d'une certaine quantité de vitellus nutritif. Aussi, le feuillet moyen se constitue-t-il par le mode mésenchymateux, car les bandelettes se dissocient rapidement; et l'enveloppe amniotique larvaire fait-elle défaut.

Il est intéressant d'appuyer ici sur l'opposition existant entre les deux types embryonnaires du Siponcle et du Phascolosome; le feuillet moyen du premier se développe d'après le procédé épithélial, et leur cœlome ne contracte jamais de relations avec le blastocœle; tandis que le feuillet correspondant des Phascolosomes se dissocie en ses éléments constitutifs, qui deviennent libres, et acquiert ainsi un caractère

mésenchymateux indiscutable. De plus, le cœlome des seconds doit, étant donnée cette origine, être considéré comme une persistance directe du blastocœle embryonnaire.

Les larves de Phascolosomes possèdent une large couronne vibratile orale, et se rapprochent par là des *Trochophora* d'Annélides.

Les divers aspects extérieurs présentés par les larves des **Géphyriens tubicoles** (*Phoronis*) sont seuls connus ; ils rappellent, au moins ceux du début, les formes correspondantes des larves de Géphyriens inermes, abstraction faite de l'enveloppe amniotique des Siponcles. Ces embryons libres, allongés, portent une volumineuse région préorale, qui deviendra la trompe des Géphyriens inermes, mais ne produit rien de pareil chez les *Phoronis*. L'ectoderme est recouvert de cils vibratiles ; et, par leurs caractères extérieurs, ces embryons sont de vraies *Trochophora* semblables à celles des Phascolosomes ou des Siponcles.

Des différences importantes se manifestent ensuite. La région postorale émet un certain nombre de diverticules cylindriques extérieurs, comparables à de petits tentacules, et rappellant effectivement les tentacules des Bryozoaires ; plus tard, en cette même région, un cul-de-sac, dirigé d'abord de dehors en dedans, se dévagine en entraînant le tube digestif avec lui, et devient le corps presque entier de l'adulte. Il y a donc ici une assez grande asymétrie de développement, puisqu'une petite partie du prosoma larvaire, unique et par suite impaire, produit le métasoma adulte. De telles disproportions existent bien chez les *Trochophora* des autres Trochozoaires, mais jamais aussi accentuées.

Ainsi, les Phoronis commencent par se rapprocher des Géphyriens inermes, puis se retournent vers les Bryozoaires, et enfin évoluent dans un sens à eux particulier. Ces processus indiquent sans doute la véritable situation de ces êtres. Ils se sont dégagés d'un rameau commun aux Géphyriens inermes et aux Bryozoaires, mais avec ces derniers ; puis se sont détachés de même de la souche des Bryozoaires, et ont

revêtu alors une originalité propre. Ces différences se sont établies de bonne heure ; car les relations ne se montrent que chez les larves fort jeunes, et presque de suite après l'apparition du stade *Trochophora*.

Il n'existe encore dans la science aucune observation relative à l'origine des reins céphaliques. Mais si nos connaissances sont encore imparfaites sur ce sujet, il n'en est pas moins vrai que les *Phoronis*, d'après l'aspect de leurs larves, le mode de développement de leur mésoderme, et la structure de l'adulte, doivent être placés parmi les Trochozoaires.

Les formes extérieures des larves de **Bryozoaires** ont été étudiées par un grand nombre de naturalistes, et notamment par J. Barrois (2). Ces larves diffèrent assez les unes des autres par leur aspect ; mais, comme l'ont montré Ray Lankaster (17) et Balfour (1), il est possible de toutes les ramener à un même type, muni d'une couronne vibratile orale. Ces embryons libres ressemblent souvent d'une manière frappante à ceux des Annélides, et possèdent les caractères extérieurs propres aux *Trochophora*.

L'évolution du mésoderme a été suivie par Hatschek (9) sur la Pédicelline ; les résultats obtenus par cet auteur sont les plus complets, à tous les points de vue, de ceux que nous possédons sur les Bryozoaires. Le mésendoderme se divise, dès le stade gastrula, en deux initiales mésodermiques et un endoderme définitif. Les initiales pénètrent ensuite dans le blastocœle fort étroit, — il serait même plus exact de dire qu'elles s'insinuent entre le feuillet interne et le feuillet externe, — et se partagent assez lentement en plusieurs cellules. A mesure que cette segmentation s'effectue, l'endoderme se sépare de l'ectoderme par places, et les éléments mésodermiques deviennent libres dans la cavité blastocœlienne ainsi produite. Le feuillet moyen se développe donc suivant le procédé mésenchymateux.

La présence de reins céphaliques n'a été reconnue que dans ces dernières années ; et, étant donné le peu de complexité organique des Bryozoaires, ces appareils d'excrétion

persistent chez l'adulte sans subir de bien grandes modifications. Ces reins ont, d'après les observations de S. F. Harmer (8) sur les Loxosomes, un canal intra-cellulaire; ils appartiennent donc bien à la forme d'organes excréteurs particulière aux *Trochophora*.

Les jeunes Bryozoaires montrent, tout au commencement de leur évolution, des relations indiscutables avec les Géphyriens et les Annélides. Ces affinités disparaissent de bonne heure, et ne persistent guère que pour ce qui touche aux reins céphaliques; les larves subissent d'ordinaire une métamorphose compliquée, qui modifie entièrement l'orientation des organes; et l'adulte lui-même présente une simplicité de structure qui l'éloigne de tous les types étudiés jusqu'ici, et donne à la classe entière une grande originalité d'aspect.

Les larves des **Brachiopodes** rappellent assez bien, au début de leur développement, certaines *Trochophora* d'Annélides; puis cet aspect se modifie par l'apparition de deux étranglements transversaux qui divisent le corps en trois lobes. Ces lobes n'ont rien de commun avec les métamères des Annélides, car ils correspondent à des plis de l'ectoderme, et n'intéressent pas le feuillet moyen; mais ils donnent une forme caractéristique à la larve quelque peu âgée.

Les documents relatifs à l'origine du mésoderme sont bornés à quelques observations faites depuis longtemps déjà par Kovalewsky (12). Le cœlome, au lieu de prendre naissance par le procédé schizocœlien comme chez tous les autres Trochozoaires, naîtrait ici aux dépens de l'archentéron gastrulaire; ce dernier envoie dans le blastocœle deux invaginations symétriques, destinées à s'isoler pour se transformer en vésicules closes; puis ces vésicules grandissent en prenant la place du blastocœle, et produisent le cœlome avec le mésoderme. Ce mode d'accroissement est tout à fait semblable à celui observé par Hatschek chez les larves d'Archiannélides et de Siponcles : les ébauches du cœlome sont au nombre de deux; chacune d'elles est limitée par une couche unique de cellules mésodermiques; et les premiers

processus se bornent à une extension de ces ébauches. Mais la prime origine diffère suivant le cas; la cavité générale se creuse, chez les Archiannélides et les Siponcles, sans communiquer avec l'archentéron; tandis que celle des Brachiopodes provient de la cavité archentérique même, et doit en être considérée comme une dépendance. Le cœlome des premiers est un schizocœle, tandis que celui des seconds est un entérocœle.

C'est là une exception remarquable à la règle déjà formulée pour l'origine du feuillet moyen chez les Trochozoaires. Il serait possible de l'expliquer, et les frères Hertwig l'ont fait (10) pour assimiler le cœlome des Annélides à un entérocœle modifié, en se représentant le mode particulier aux Brachiopodes comme primitif, et celui des Annélides comme une condensation du premier. Cette condensation aurait eu pour effet d'omettre, dans la série des processus, l'apparition des diverticules archentériques, et de rassembler toutes les cellules limitant chacun de ces diverticules en un seul élément plus ou moins volumineux qui serait l'initiale. J'ai été porté autrefois (19) à accepter cette hypothèse, mais de nouvelles considérations m'empêchent de l'adopter désormais. En effet, les larves des Archiannélides et des Siponcles, pour ne citer que celles-là, subissent un développement très dilaté, aussi dilaté que celui de la plupart des Brachiopodes. Il serait donc étonnant que l'évolution du feuillet moyen, nullement abrégée chez les seconds, le soit chez les premiers; et cette particularité serait d'autant plus remarquable que les bandelettes mésodermiques des Archiannélides sont semblables en tout aux vésicules entérocœliennes des Brachiopodes, et reproduisent sans nul doute, avec leur couche épithéliale unique entourant l'ébauche du cœlome, une disposition très primitive.

Il est nécessaire de remarquer ici deux choses. D'abord, cette grande ressemblance entre les jeunes bandelettes mésodermiques des larves d'Archiannélides et les vésicules entérocœliennes closes des Brachiopodes; l'aspect général

concorde, aussi bien que les rapports avec les deux autres feuillets blastodermiques et la structure histologique. Ensuite ce fait, que les observations de Kovalewsky ont été effectuées par transparence, et portent sur des stades assez éloignés les uns des autres; peut-être l'origine première des vésicules cœlomiques a-t-elle échappé au savant embryogéniste, et s'agit-il ici de communications secondaires, survenues après le moment où les bandelettes auraient été produites par des initiales. Ces dernières prennent naissance de fort bonne heure chez les larves de Trochozoaires, et on les voit souvent se délimiter dès le stade gastrula; elles se segmentent parfois très vite pour engendrer les bandelettes. — Si l'on en juge d'après l'analogie existant entre les embryons des Brachiopodes et ceux des Annélides, au double point de vue de la forme extérieure des larves et de l'aspect des ébauches du feuillet moyen, il semble peu probable que de telles différences soient capables d'exister.

Il serait donc nécessaire de reprendre les observations de Kovalwesky sur le développement des Argiopes, des Térébratulines, et de comparer les résultats obtenus à ceux offerts par l'étude des Thécidies; chez ces dernières — dont l'embryogénie est, il est vrai, assez condensée — le cœlome ne paraît pas provenir de l'archentéron, et se creuse dans des bandelettes mésodermiques tout comme chez les Annélides.

Les Brachiopodes sont, selon toute apparence, voisins des Bryozoaires; certains d'entre eux, les Lingules par exemple, passent par un stade comparable à un Bryozoaire adulte; les *Rhabdopleüra* établissent presque, dans la nature actuelle, une transition entre les deux classes. Par suite, ces groupes d'animaux ne doivent point être séparés dans une classification naturelle. Mais cependant, malgré ces incontestables affinités, il est nécessaire d'avoir de nouveaux renseignements sur l'ontogénie de ces êtres, car les faits acquis jusqu'à présent ne concordent pas du tout avec ceux qui devraient exister d'après ces relations. C'est le point faible dans mon étude des caractères propres aux larves des Trochozoaires;

et, jusqu'à plus ample informé, sous le bénéfice des réserves formulées plus haut touchant les observations de Kovalewsky, il faut bien convenir que si les trois caractères se retrouvent chez toutes les larves de Trochozoaires, l'un d'eux au moins manque à celles des Brachiopodes.

Les individus parfaits possèdent des appareils excréteurs établis sur le plan des vraies néphridies, et dérivant sans doute de reins céphaliques. Mais la présence de ces derniers n'a pas encore été démontrée de façon satisfaisante, car les modifications de forme extérieure ont été étudiées presque seules.

Les affinités des **Rotifères** sont maintenant bien connues L'adulte rappelle, par son aspect général, une *Trochophora* dont la région orale se serait élargie en deux lobes comparables au voile des larves de Mollusques. L'origine du mésoderme n'est pas encore bien élucidée; d'après les quelques observations publiées sur ce sujet, il paraît provenir de quelques initiales. Le rein céphalique est représenté par les organes excréteurs de l'individu parfait, qui ressemblent à ceux des embryons d'Annélides et de Mollusques.

Les seuls renseignements que nous possédions sur le développement des **Amphineuriens** sont dus à Kovalewsky (12). La larve, assez différente de celle des Mollusques, appartient cependant au type des *Trochophora*. Le mésoderme dérive d'un petit nombre d'initiales formées de bonne heure, dès le stade gastrula. Le mémoire de Kovalewsky est muet sur ce qui touche au rein céphalique; mais, d'après l'analogie existant entre les appareils excréteurs des Amphineuriens du genre *Chiton* et ceux des Mollusques, il est probable qu'il existe, chez les larves des premiers comme chez celles des seconds, une paire de ces organes (1).

Les embryons libres des **Mollusques** sont caractérisés

(1) Les travaux récents de Morine (*Soc. nat. de la Nouvelle Russie.* Odessa, mai 1890) sont également muets sur la question des reins céphaliques de *Chiton*.

par la fréquente extension de la couronne vibratile orale en un voile bilobé, et la présence de deux organes destinés l'un à devenir le pied de l'adulte, l'autre (glande coquillère) à produire les premiers rudiments de la coquille. Ce dernier pourrait être assimilé aux glandes cémentaires placées dans la région inférieure du corps des Rotifères et de certains Bryozoaires ou Brachiopodes.

Le mésoderme est produit par des initiales, au nombre de deux le plus souvent, qui tantôt apparaissent dès le stade gastrula, tantôt, par une légère abbréviation du développement, un peu avant ce stade. Dans les deux cas, ces initiales, engendrées par le mésoderme, se segmentent avec rapidité; les éléments ainsi produits se séparent les uns des autres, deviennent libres dans le blastocœle; et l'évolution présente franchement le caractère mésenchymateux. Ailleurs, et surtout chez des formes primitives telles que la Patelle, chacune des initiales commence, d'après Patten (15), par donner naissance à une bandelette assez volumineuse; celle-ci, placée entre l'ectoderme et l'endoderme, rappelle tout à fait celle des *Trochophora* d'Annélides. Puis la dissociation mésenchymateuse se fait encore sentir, car les cellules se disjoignent pour devenir libres dans la cavité blastocœlienne. Étant donné ce procédé, il s'ensuit que les espaces laissés entre les tissus formés par les éléments mésodermiques, dont proviennent le système vasculaire et la cavité générale lorsqu'elle existe, correspondent à des portions persistantes du blastocœle primitif.

Les frères Hertwig (10) accordent, on le sait, une grande importance à cette origine, et la considèrent comme établissant une différence profonde entre les Mollusques et les Annélides; car la cavité générale de ces dernières ne contracte jamais de relations avec le blastocœle. Il est bon de remarquer cependant que le mésoderme, chez ces deux groupes de Trochozoaires, apparaît toujours par le même moyen : un petit nombre d'initiales se divise pour produire des bandelettes pluricellulaires compactes; et c'est après ce stade

commun qu'interviennent les différences. D'un côté, le cœlome se creuse dans les bandelettes; de l'autre, les bandelettes se désagrègent, et leurs éléments, devenus libres, engendrent le feuillet moyen.

Ces dissemblances sont comparables à celles existant entre les Siponcles et les Phascolosomes, dans la classe des Géphyriens inermes; le mésoderme des premiers est épithélial, et leur cœlome un schizocœle; le mésoderme des seconds est d'abord mésenchymateux, et leur cœlome correspond à une persistance du blastocœle. Chez les Annélides même, le feuillet moyen des *Polygordius* se développe nettement suivant le mode épithélial, et celui des Oligochœtes se manifeste souvent comme un vrai mésenchyme. Les divers procédés d'évolution du mésoderme et de la cavité générale n'ont donc ici qu'une valeur relativement secondaire, capable parfois de caractériser des classes, mais non l'embranchement entier. Le seul fait important est l'origine même de ce feuillet moyen, la façon dont il dérive du mésendoderme chez les larves à embryogénie dilatée; les particularités qui interviennent par la suite méritent une moins grande créance, car elles sont susceptibles d'un assez grand nombre de variations.

En somme, si l'on en juge d'après les recherches de la plupart des auteurs, le mésoderme des larves de Mollusques provient de deux initiales primitives. Certains naturalistes admettent que l'ectoderme prend part à la genèse du feuillet moyen; mais ils n'ont point fourni sur ce fait des preuves suffisantes, car ils n'ont pas vu des éléments ectodermiques se segmenter pour produire sur leur face interne des cellules destinées à tomber dans la cavité blastocœlienne; ils se sont bornés à conclure d'après des ressemblances d'aspect et quelques rapports fortuits d'adhérence.

Deux reins céphaliques font leur apparition chez la plupart des embryons de Mollusques, et notamment chez ceux des Céphalopores; mais on ignore encore la nature de leurs relations avec les organes excréteurs définitifs.

IV. Ainsi, sauf un petit nombre d'omissions dues à la rareté des faits acquis, les trois caractères des *Trochophora* se retrouvent chez les larves des classes étudiées. Et ces caractères, relatifs à l'aspect extérieur, au développement du feuillet moyen, et à la présence hâtive d'appareils excréteurs pairs, existent presque constamment, avec une telle persistance qu'on doit nécessairement leur accorder une grande valeur dans une classification naturelle. Ils donnent en effet à toutes ces larves une physionomie commune, et portent à penser qu'elles représentent dans la nature actuelle un type disparu, dont proviendraient les Trochozoaires.

Ces trois séries de particularités organiques me paraissent seules capables de caractériser les *Trochophora*. Hatschek (9) accorde pourtant une certaine importance à la disposition des couronnes vibratiles, et à la présence d'une petite ébauche nerveuse, ou plaque céphalique, située au sommet de la région préorale. Pour le premier point, il est certain que, dans la grande majorité des cas, une couronne placée au niveau de la bouche ne manque jamais; cependant je ne crois pas, contrairement à l'opinion de Balfour (1), qu'il soit nécessaire d'accorder une grande valeur au fait de la position de cette couronne un peu en avant ou un peu en arrière de l'orifice buccal. La bande vibratile orale est assez large, chez les embryons de la plupart des Annélides, pour occuper un espace aussi étendu que le diamètre de la bouche, et souvent même plus étendu; aussi la bande se divise-t-elle en deux lèvres ciliées qui entourent cette ouverture. L'une de ces lèvres est donc préorale, et l'autre postorale; mais toutes deux proviennent de la bipartition d'une couronne simple. En outre, lorsque cette bande orale est étroite, elle ne se partage pas au niveau de la bouche, mais passe tout entière soit en avant, soit en arrière de cet orifice; dans le premier cas, elle est préorale, et postorale dans le second. Mais ce sont là sans doute des modifications secondaires, qui dérivent de l'aspect primitif à couronne large, et suffisent tout au plus à caractériser certaines classes, sans que l'on puisse

trop se baser sur elles pour établir des rapports ou des différences entre ces classes.

Le fait important est la présence de cils vibratiles ectodermiques, et disposés, peu après leur apparition, en couronnes annulaires. L'une de ces couronnes, située à la hauteur de la bouche, est la plus constante ; elle se forme souvent la première lorsqu'il en existe plusieurs ; elle est seule représentée d'ordinaire lorsqu'on n'en trouve qu'une ; et elle varie assez d'aspect, mais sans changer de connexions, car elle est toujours placée dans le voisinage immédiat de l'ouverture buccale. La raison d'une pareille constance est, selon toutes probabilités, purement physiologique ; les courants d'eau produits par le jeu des cils doivent, en effet, être plus actifs autour de la bouche, pour amener dans cette dernière les petites particules qui vont servir de nourriture au jeune embryon ; d'un autre côté, la région orale est souvent la partie la plus large du corps entier, et les cils, seuls organes locomoteurs, apparaissent en premier lieu là où ils exercent le mieux leur action.

Je ne pense pas non plus qu'il soit nécessaire d'accorder une grande valeur à la présence hâtive d'une plaque céphalique. Celle-ci est bien développée chez les larves d'Annélides, mais il n'en est pas tout à fait de même pour celles des Trochozoaires monomériques, et surtout des Mollusques. A la suite d'une légère abréviation de développement, la plaque céphalique impaire des Annélides ne se retrouve plus chez les Mollusques, car les ganglions cérébraux de ces derniers dérivent de deux ébauches séparées l'une de l'autre. Cette évolution est évidemment secondaire ; elle correspond, comme je l'ai montré dans un mémoire récent (19), à une simplification du processus primordial caractérisé par l'existence d'une plaque unique ; mais il n'en est pas moins vrai que cette dernière ne se montre pas. Les *Trochozoon*, ancêtres des Trochozoaires, possédaient probablement un ganglion nerveux simple et impair dans la région préorale de leur corps ; ce ganglion apparaît encore, avec ses caractères

primitifs, chez les *Trochophora* de certains Trochozoaires; mais il n'en est plus ainsi pour d'autres. On ne doit donc pas considérer la présence d'une plaque céphalique impaire comme caractérisant toutes les *Trochophora* actuelles, bien qu'elle ait été une des particularités de structure propres aux types ancestraux dont descendent les Trochozoaires.

Cette discussion conduit à admettre, en définitive, que l'embranchement des Trochozoaires se distingue des autres par l'apparition constante, au début des développements dilatés, d'une larve appartenant au type *Trochophora*. Cette forme d'embryon libre présente, comme caractères spéciaux, les trois dispositions suivantes :

1° Des cils vibratiles ectodermiques, souvent disposés en couronnes annulaires plus ou moins nombreuses; l'une de ces couronnes, placée au niveau de la bouche, se fait remarquer par sa persistance;

2° Un mésoderme dérivant d'un petit nombre d'initiales (souvent deux); et un cœlome schizocœlien, ne provenant point de la cavité archentérique. Les Brachiopodes seuls feraient exception à cette règle : mais il convient sans doute de n'accepter qu'avec réserve les faits connus sur leur évolution embryonnaire;

3° Une paire d'appareils excréteurs, ou reins céphaliques, apparaît de très bonne heure dans le cours du développement.

V. Les caractères des Trochozoaires, déduits ainsi de ceux offerts par leurs larves, sont donc bien déterminés; mais il est nécessaire, pour préciser leur importance, de les comparer à ceux présentés par les embryons des Cœlomates appartenant aux autres embranchements; une telle comparaison aura pour effet de nettement délimiter l'ensemble des Trochozoaires. Dans une pareille discussion, il est bon, je crois, de mettre à part d'une façon provisoire le groupe des Némathelminthes; nous ne possédons pas encore sur ces derniers des faits bien établis pour ce qui touche au développement des feuillets. Il serait possible de suppléer à cette

absence par des considérations tirées de la structure de l'adulte, mais la discussion ne reposerait pas sur des bases certaines; le mieux est donc de s'abstenir.

Divers naturalistes rapprochent les Annélides des Vertébrés; ils s'appuient pour cela sur la segmentation du mésoderme en métamères, et sur la présence dans les deux cas d'appareils excréteurs semblables, évoluant presque de la même façon, car ils se munissent de canaux secondaires dont le nombre est en rapport avec celui des segments cœlomiques. On a même établi une certaine relation entre la disposition organique des Vertébrés adultes et celle des Annélides : on trouve toujours chez ces êtres une moelle nerveuse allongée dans le corps entier, placée chez les premiers sur la face dorsale de l'individu, et sur la face ventrale chez les seconds; les Annélides seraient donc des Vertébrés renversés. Ces faits méritent un examen attentif, car ils dénotent l'existence d'une certaine conformité de structure; mais il est cependant permis de croire que ces affinités sont secondaires, et proviennent de changements similaires effectués sur des organes d'origine différente. Ces changements se produisent de bonne heure dans le cours de l'évolution, et les dissemblances premières sont par suite presque effacées.

Les ancêtres des Chordés, à en juger d'après les larves des Tuniciers, celles de l'Amphioxus, et les embryons des Vertébrés craniotes, étaient bien distincts de ceux des Trochozoaires. Les gastrules de Chordés sont dépourvues de cils vibratiles ectodermiques; ou, si ces cils existent, ils sont peu nombreux, nullement disposés en couronnes, et disparaissent souvent très vite. Leur mésoderme n'est pas engendré par des initiales; leur cœlome provient de dépressions archentériques, dont les parois forment le feuillet moyen; ce cœlome est donc un entérocœle vrai, et non un schizocœle. Enfin les appareils excréteurs, s'ils rappellent ceux de divers Trochozoaires, ne prennent naissance que fort tard chez l'embryon; les Tuniciers et l'Amphioxus en sont même privés; et cette différence chronologique prend ici une grande importance.

De plus, les Chordés possèdent de fort bonne heure une baguette rigide, produite par l'endoderme, et destinée à soutenir l'axe nerveux; cette baguette, ou notocorde, manque constamment aux Trochozoaires, car les appareils considérés à diverses reprises comme similaires n'ont ni la même structure, ni les mêmes rapports.

Les Vertébrés et leurs groupes satellites ne doivent donc point être rapprochés des Trochozoaires, car il existe de grandes dissemblances entre leurs larves; ces dissemblances sont primordiales, et apparaissent de suite après le stade gastrula. Les analogies ne viennent qu'ensuite, déterminées par une évolution parallèle du cœlome; la cavité générale des Chordés et celle de certains Trochozoaires se divisent en segments placés les uns derrière les autres, et l'appareil excréteur se modifie, avec les organes des sens, pour s'accorder avec cette nouvelle disposition. Mais cette disposition commune est acquise d'une façon secondaire, et, du reste, elle ne se retrouve pas toujours; il n'y a donc point d'homologie réelle, car tout se borne à une ressemblance tardive dans quelques procédés évolutifs.

Il est permis d'en dire autant pour ce qui concerne les rapports de divers Trochozoaires avec les Échinodermes. On a rapproché parfois les Géphyriens inermes de ces derniers, en se basant sur la grande extension prise dans les deux cas par la cavité générale. Mais à cette concordance se bornent les relations; toutes les autres dispositions organiques diffèrent. Les larves des Échinodermes possèdent bien des cils vibratiles, arrangés parfois en couronnes; mais leur cœlome provient de l'archenteron, correspond à un entérocœle, et l'on ne trouve point chez elles de reins céphaliques. En outre, une partie du cœlome évolue dans une direction déterminée, de manière à produire un appareil vraiment spécial aux Échinodermes et qui n'existe nulle part ailleurs, sauf peut-être chez les Enteropneustes : l'appareil ambulacraire.

Les Échinodermes sont donc bien éloignés des Trochozoaires en général et des Géphyriens en particulier; la plus

ou moins grande extension de la cavité générale est encore un caractère d'ordre essentiellement secondaire, qui n'altère en rien les importantes différences initiales.

Il est tout aussi difficile, dans l'état actuel de la science, de rapprocher les Trochozoaires des Chœtognathes. Ces derniers montrent un développement de leur cœlome tel qu'ils s'éloignent par là de tous les autres animaux, même des Chordés et des Échinodermes, dont la cavité générale est pourtant un entérocœle. Chez les larves de ces deux derniers types, l'archentéron émet latéralement deux diverticules, qui se ferment et se transforment en vésicules closes; la cavité et les parois de ces vésicules produisent respectivement le cœlome et le mésoderme, la majeure partie de l'archentéron étant conservée pour devenir l'intestin. Le procédé est tout différent chez les Chœtognathes, bien que le résultat soit le même; la région antérieure de l'archentéron se divise en trois lobes, dont les deux latéraux réunis à la région postérieure donneront naissance au cœlome, tandis que le petit lobe médian sera l'intestin; ce dernier n'est donc qu'une portion bien minime de l'archentéron primordial.

Ce développement si particulier de la cavité générale éloigne aussi les Chœtognates des Trochozoaires, et même des Brachiopodes. De plus, les larves de ces animaux sont dépourvues de reins céphaliques; et aucun fait n'autorise à rapprocher les *Sagitta* des êtres issus de la *Trochophora*.

La division métamérique du corps de certains Trochozoaires avait autrefois conduit à grouper ensemble, sous le nom d'Articulés, les Annélides et les Arthropodes. Ces affinités sont pourtant comparables à celles déjà signalées pour les Vertébrés; elles dérivent d'une évolution semblable exercée sur des organes d'origine différente. Les larves des Arthropodes, recouvertes par une cuticule assez épaisse, sont toujours privées de cils vibratiles ectodermiques; le mésoderme n'est point engendré par deux initiales, contrairement à l'opinion de quelques naturalistes, mais représente dès les

premiers stades embryonnaires un feuillet volumineux constitué par un grand nombre de cellules; enfin, des organes excréteurs bâtis sur le plan des reins céphaliques font complètement défaut. Il n'existe aucune ressemblance, même des plus minimes, entre les jeunes larves des Arthropodes et celles des Trochozoaires; il suffit de comparer un *Nauplius*, qui représente dans la nature actuelle l'état le plus simple du type Arthropode, à une *Trochophora*, pour apprécier les différences d'aspect et de structure.

Les analogies résultent d'une évolution correspondante des tissus ectodermiques et mésodermiques. Chez divers Trochozoaires et chez la plupart des Arthropodes, ces tissus se partagent régulièrement en métamères placés à la file les uns des autres; et cette division donne au corps de l'adulte un aspect annelé presque identique. La segmentation n'a pourtant pas le même caractère dans les deux cas; elle s'exerce de préférence sur le cœlome et le mésoderme chez les Trochozoaires polymériques, sur l'ectoderme et la cuticule chez les Arthropodes. Le cœlome des premiers est d'habitude divisé en chambres distinctes qui correspondent aux anneaux extérieurs; celui des seconds ne présente point cet aspect, ou ne le présente que fort rarement, et se modifie en un système vasculaire ramifié. Le mésoderme des premiers conserve chez l'adulte un aspect segmenté; celui des seconds n'offre rien de semblable, et la disposition des muscles principaux ne cadre guère avec les métamères extérieurs. En somme, la division métamérique du corps s'exerce de préférence sur le feuillet moyen pour ce qui touche aux Annélides, et sur le feuillet externe pour ce qui regarde les Arthropodes.

Ainsi, ces ressemblances prêtent elles-mêmes le flanc à la critique. Il est également permis d'ajouter que la différenciation zoonitaire est relativement tardive chez les Arthropodes, puisque les Crustacés inférieurs, qui sont les plus simples de tous ceux vivant aujourd'hui et les plus voisins de la souche ancestrale, n'en montrent aucune trace; pas plus du reste que les larves, les *Nauplius* et *Metanauplius*,

des Crustacés supérieurs. Cette évolution présente donc un tout autre caractère; et, de même que pour les Vertébrés, on doit la considérer comme ayant un simple rapport d'analogie avec les faits similaires connus chez les Annélides.

Les relations des Trochozoaires sont plus étroites avec les Plathelminthes qu'avec tous les autres embranchements de Cœlomates; et leur nature a déjà été précisée par Fraipont (5) et par Hatschek (9). Les larves des Plathelminthes sont pourvues de cils vibratiles; si la présence précoce d'un appareil excréteur n'a pas été démontrée chez elles de façon suffisante, il n'en est pas moins vrai que l'organe correspondant de l'adulte rappelle, ou peu s'en faut, le rein céphalique des Rotifères, et par là des *Trochophora*. Les différences portent sur les origines du mésoderme et du cœlome.

Parmi tous les Plathelminthes dont le développement est connu, certaines Némertes présentent le mode le plus dilaté. Leur mésoderme se sépare du mésendoderme sous forme d'initiales comme chez les Trochozoaires; seulement, les initiales sont ici très nombreuses, et prennent naissance sur toute la périphérie du mésendoderme. Elles tombent ensuite dans la cavité blastocœlienne, s'y multiplient, et constituent de cette façon le mésoderme parenchymateux de ces animaux; les espaces laissés entre ces éléments correspondent à des portions persistantes du blastocœle, et deviennent chez l'adulte les seuls représentants du cœlome.

Les différences sont faciles à préciser. D'un côté, chez les Plathelminthes, nombreuses initiales qui naissent sur la périphérie entière du mésendoderme, et ne se rassemblent point en bandelettes définies; d'autre part, chez les Trochozoaires, petite quantité d'initiales, formées symétriquement en deux points déterminés du mésendoderme, et produisant d'abord des bandelettes. Tantôt ces bandelettes conservent une disposition régulière, et tantôt elles se désagrègent par la suite; dans ce dernier cas, l'évolution ultérieure ressemble à celle des Plathelminthes. Il est permis cependant de concevoir que

le procédé mis en œuvre chez les Trochozoaires est une légère condensation du mode existant chez les larves de Plathelminthes. Il suffit, pour cela, de supposer que le nombre des initiales primitives a diminué, de façon à ramener sur une petite quantité d'éléments toutes les forces génératrices du feuillet moyen; et, en même temps, est intervenue une tendance à la symétrie bilatérale, qui a donné au processus une plus grande régularité. Cette supposition est d'autant plus acceptable que certains Plathelminthes à développement quelque peu abrégé montrent une évolution du mésoblaste presque analogue à celle des Trochozoaires; chez divers Dendrocœles par exemple, le nombre des initiales est restreint, et ces initiales se séparent hâtivement du mésendoderme par un mode comparable sous beaucoup de rapports à celui signalé chez certains Trochozoaires.

Étant donnée cette assimilation, on est en droit d'admettre que les Trochozoaires sont voisins des Plathelminthes, et que les *Trochozoon*, représentés encore dans la nature actuelle par les *Trochophora*, appartenaient au même groupe que les ancêtres des Vers plats. Les *Trochozoon* répondent sans doute à une différenciation de ces êtres anciens dans un sens déterminé; ils ont revêtu une disposition organique propre, caractérisée par une diminution en nombre et un arrangement régulier des cellules du mésenchyme blastocœlien, et par une précocité spéciale dans la genèse des appareils excréteurs; les cils vibratiles, souvent rassemblés en couronnes, fait assez rare chez les larves de Plathelminthes, ont eux-mêmes revêtu ainsi un aspect particulier. Ces dissemblances, pourtant assez minimes, ayant été accentuées plus encore dans la suite de l'évolution de ces êtres, il en est résulté que les animaux issus du *Trochozoon* forment aujourd'hui un embranchement défini, dont la structure s'éloigne beaucoup de celle des Plathelminthes, bien que l'étude des larves dénote l'existence des anciennes relations.

La nature actuelle renferme du reste des êtres, à structure fort simple, qui doivent sans doute être considérés comme

des persistances du groupe ancestral commun ; leur organisation est devenue assez complexe à la vérité, mais elle a gardé pourtant un cachet de simplicité que les Plathelminthes et les Trochozoaires n'ont pas. Tels sont les *Dinophilus*. Ces derniers doivent, ce me semble, être placés de préférence à la base des Annélides ; mais il vaudrait mieux les regarder comme des souvenirs d'ancêtres communs aux deux embranchements. Ces ancêtres ont évolué dans diverses directions ; les uns ont produit les Plathelminthes, et d'autres les Trochozoaires ; certains ont probablement disparu ; mais plusieurs ont persisté en compliquant à peine leur structure initiale, et sont représentés dans la nature actuelle par des êtres très simples à caractères ambigus.

Les *Dinophilus* se rapprochent beaucoup des Gastérotriches ; ceux-ci, autant qu'il est permis d'en juger d'après les récents travaux de Zelinka (24), doivent être considérés comme des types fort peu élevés de Némathelminthes. Si l'étude attentive des premiers processus ontogénétiques ne vient pas renverser cette appréciation, les Némathelminthes proviendraient, selon toutes probabilités, des mêmes ancêtres que les Plathelminthes et les Trochozoaires. Ces trois groupes réunis formeraient alors, parmi les Cœlomates, un vaste ensemble, qui correspondrait à l'ancien embranchement des Vers, moins les Chœtognathes et avec les Mollusques en plus. Les Vers, ainsi remaniés, et renfermant les trois embranchements des Plathelminthes, des Némathelminthes et des Trochozoaires, seraient opposables aux Arthropodes et aux vrais Enterocœliens tels que les Chœtognathes, les Péripates, les Échinodermes et les Chordés (Entéropneustes, Tuniciers, Vertébrés).

§ 3. — Classification des Trochozoaires.

I. Avant la publication par les frères Hertwig de leur célèbre théorie du cœlome, un grand nombre de naturalistes admettaient, sans trop pouvoir la préciser encore, l'existence de relations entre les Annélides, les Géphyriens, les Bryozoaires, les Brachiopodes, les Rotifères et les Mollus-

ques. On divisait alors tous ces êtres en polymériques et monomériques, les premiers renfermant les Annélides dont le corps est partagé en plusieurs métamères, et les seconds toutes les classes caractérisées par l'absence de ces métamères. Cette division est fort juste ; et, comme on le verra plus loin, elle exprime vraiment des différences importantes dans le mode d'évolution des organes.

M. Giard (6) avait proposé cependant une classification plus précise. Il scindait ses *Gymnotoca*, dépourvus de membrane amniotique, en quatre groupes : les Mollusques, les Annélides, les Brachiopodes et les Ciliés. Cet essai était surtout important en ce que l'auteur admettait pour la première fois l'existence de classes, alors confondues avec les autres, et qu'il est nécessaire de distinguer ; telles sont les Néoménides ou Amphineuriens, et les Archiannélides. Mais cette classification est encore imparfaite, à mon sens, par plus d'un côté ; les Chœtognates, par exemple, sont placés parmi les Annélides ; le groupe des Géphyriens est encore unique ; les Gastérotriches sont mis dans les Ciliés à côté des Rotifères et des Bryozoaires. Il est enfin inutile de faire ressortir encore une fois l'impropriété du mot « Gymnotoca » employé pour nommer l'embranchement entier.

Il me paraît convenable, étant donné l'état actuel de la science, de revenir à l'ancienne division des Vers annelés et de leurs classes satellites en *Monomériques* et *Polymériques*. Les différences qui se manifestent entre ces deux groupes sont primordiales ; elles portent sur le mode de développement du feuillet moyen et du cœlome, et apparaissent dès le stade *Trochophora*. Les Polymériques présentent comme caractère particulier la segmentation précoce de leur mésoderme et de leur cœlome en métamères réguliers placés à la file ; chez les Monomériques, par contre, une telle segmentation n'intervient jamais, et la cavité générale reste unique ou se remplit irrégulièrement de travées conjonctivo-musculaires.

Les anciennes classes des Vers annelés ne peuvent plus être acceptées sans subir des modifications ; plusieurs d'en-

tre elles doivent être démembrées. Les Annélides sont tout d'abord divisées en Archiannélides (*Polygordius*, *Protodrilus*), et Annélides véritables ; ces dernières elles-mêmes sont partagées en Annélides achètes et Annélides chétopodes. Les Sternaspidiens sont retranchés des vrais Chétopodes pour constituer une classe nouvelle. Enfin les Géphyriens comprennent eux-mêmes trois formes distinctes les unes des autres, et assez importantes pour mériter le nom de classes : les Géphyriens armés, les Géphyriens inermes, et les Géphyriens tubicoles.

Une telle systématique de l'embranchement des Trochozoaires paraît exprimer le mieux, du moins à notre époque, les affinités et les différences existant entre ces divers groupes; et j'ai déjà publié (19) un tableau de classification conçu suivant ces idées. Ce tableau, avec l'arbre phylogénétique qui l'accompagne, diffère beaucoup de ceux publiés en 1876-78 par M. Giard ; et ce, contrairement à l'opinion exposée depuis peu par cet auteur (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, *séance du* 13 *janvier* 1890). Tout en rendant un juste hommage au savant professeur, et en reconnaissant qu'il a été le premier parmi les naturalistes soucieux de préciser les relations naturelles des diverses classes de Trochozoaires, il faut bien convenir que les études embryogéniques récentes ne permettent pas d'accepter en entier sa classification.

Les *Gymnotoca*, caractérisés par l'absence d'enveloppe amniotique, et renfermant les Chœtognates, les Gastérotriches, même les Nématodes, ne correspondent point aux Trochozoaires tels que je les délimite. La division des premiers en quatre types (Mollusques, Annélides, Brachiopodes, Ciliés) ne rappelle en rien la scission des Trochozoaires en Monomériques et Polymériques, ni le partage de ces deux sous-embranchements en classes secondaires. Enfin, M. Giard conserve intacte la classe des Géphyriens. Il n'existe donc, ce me semble, aucun rapport entre sa classification et la mienne, du moins dans la facon de grouper ; car, je tiens à le répéter, M. Giard a été le précurseur en pareille matière,

et toutes les opinions acceptées aujourd'hui sur un tel sujet dérivent de celles qu'il a défendues.

II. Les Trochozoaires sont donc divisés en *Trochozoaires Monomériques* et *Trochozoaires Polymériques;* les différences entre ces deux sous-embranchements portent sur les premiers stades de l'évolution des bandelettes mésodermiques. Chez ceux-ci, les parois des bandelettes émettent de bonne heure, et avec régularité, des cloisons transversales qui découpent le cœlome naissant en chambres placées les unes derrière les autres; ce processus aboutit à une disposition annulaire, dans laquelle les chambres deviennent les cavités des anneaux, et les cloisons produisent les dissépiments qui limitent ces cavités en avant et en arrière. Tel n'est pas le cas des Trochozoaires monomériques; les parois des bandelettes ne forment point de cloisons placées régulièrement à la file, mais se bornent à doubler l'ectoderme et l'endoderme; assez souvent, les bandelettes se désagrègent en tout ou en partie, soit pour donner naissance à des tractus conjonctivo-musculaires qui divisent le cœlome en sinus plus ou moins nombreux, soit pour produire quelques éléments isolés et libres dans le liquide de la cavité générale.

Les deux modes de développement du mésoderme, épithélial et mésenchymateux, se retrouvent dans chacun de ces sous-embranchements. Ainsi, chez les Polymériques, le feuillet moyen des larves de *Polygordius* se constitue entièrement suivant le procédé épithélial; il en est de même au début pour celui des larves de Géphyriens armés, puis le feuillet se désagrège en partie et devient mésenchymateux; enfin, le mésoderme des embryons d'Oligochœtes est presque toujours mésenchymateux. Des faits semblables existent chez les Monomériques. Parmi les Géphyriens inermes, le feuillet moyen des larves de Siponcles est épithélial, celui des larves de Phascolosomes est mésenchymateux. Les Mollusques sont caractérisés par une dissociation très précoce de leurs bandelettes, si hâtive parfois que ces bandelettes n'apparaissent

même pas, leurs éléments se séparant les uns des autres de suite après avoir été engendrés par les initiales; les Mollusques présentent donc, comme l'ont bien fait remarquer les frères Hertwig (10), une accentuation très prononcée du mode mésenchymateux.

Dans les comparaisons entre l'organisation des Trochozoaires Polymériques et celle des Monomériques, il ne faudrait pas admettre tout à fait, comme on a l'habitude de le dire, que le corps des seconds correspondît à un seul anneau du corps des premiers. Les anneaux ne sont pas des entités ayant la valeur intégrale d'un organisme distinct, d'un individu vrai; ils correspondent à des fragmentations du mésoderme, qui entraîne la répétition en série linéaire d'organes semblables et semblablement placés; mais c'est tout. Les appareils qui dépendent de l'ectoderme et de l'endoderme sont toujours uniques comme ceux des Monomériques, sauf les appendices locomoteurs. Le tube digestif est simple; le système nerveux l'est également, car la moelle ventrale ne prend pas toujours l'aspect annelé par la présence de ganglions correspondant aux somites, et reste presque cylindrique chez les formes inférieures d'Annélides. On ne doit donc pas accorder, à ce point de vue, une importance trop considérable à la segmentation mésodermique, puisqu'on la voit s'arrêter parfois — chez les Géphyriens armés par exemple; — et, de plus, les métamères déjà formés se détruisent.

Les relations sont ici comparables à celles existant entre les Tuniciers et l'Amphioxus; le feuillet moyen des seconds se partage en somites, et non celui des premiers; pourtant, il est certain que le corps d'une larve de Tunicier ou celui d'une Appendiculaire est l'équivalent du corps entier d'une larve d'Amphioxus, et non d'un seul de ses segments. Il est donc nécessaire de considérer la fragmentation mésodermique des Trochozoaires comme un fait d'ordre relativement secondaire, déterminant parfois des répétitions d'organes suivant un ordre déterminé, mais ne produisant pas une telle spécialisation des appareils de l'économie qu'il soit néces-

saire de considérer chaque anneau comme un véritable individu.

III. On vient de lire que les somites mésodermiques de certains Trochozoaires se détruisent peu après leur apparition; cette particularité, qui intervient de bonne heure dans la série des processus, contribue à diviser les Polymériques en deux groupes opposés; les métamères des uns sont conservés tels qu'ils apparaissent chez les larves, et donnent à l'adulte un aspect franchement annelé; ceux des autres sont rapidement détruits, et l'individu parfait, n'en montrant plus aucune trace, possède, comme les Monomériques, un mésoderme simple et un cœlome non segmenté. Cette dissemblance de structure définitive, jointe à la différence du mode de développement des couches mésodermiques, permet, dans une classification naturelle, de diviser en deux séries le sous-embranchement des Polymériques : les *Polymériques intacts* ou à métamères conservés, et les *Polymériques détruits* ou à métamères désagrégés.

Les Polymériques intacts ou Annélides renferment un certain nombre de formes qu'il est possible de ranger sous deux titres : les *Archiannélides* et les *Annélides vraies* ou *Euannélides*. Les Archiannélides sont évidemment, comme leur nom l'indique, des types primitifs; toute leur organisation le démontre, et l'étude de leur développement conduit au même résultat. L'adulte est dépourvu de soies; ses appendices se bornent à deux antennes; les somites sont disposés avec une régularité remarquable, et chacun d'eux contient une cavité spacieuse; les néphridies sont des tubes droits, nullement pelotonnés sur eux-mêmes, et tous capables de fonctionner comme conduits sexuels; enfin, l'évolution embryonnaire, très dilatée, montre avec netteté la série entière des processus qui mènent de la *Trochophora* à l'individu parfait. Les Archiannélides ne renferment dans la nature actuelle que deux genres principaux : les *Polygordius* et les *Protodrilus*.

Il n'en est pas ainsi pour les Annélides vraies. Le corps de l'adulte est dépourvu dans certains cas de soies et d'appendices, mais alors les cavités métamériques sont souvent obstruées par des tractus conjonctivo-musculaires, et les néphridies, très allongées, sont repliées sur elles-mêmes en un peloton; de plus, les glandes sexuelles possèdent des conduits vecteurs, qui dérivent sans doute de quelques néphridies transformées, mais n'ont plus rien de commun avec les organes excréteurs de l'individu parfait. Dans d'autres cas, le corps de l'adulte offre parfois une simplicité qui rappelle celle des Archiannélides; mais il existe toujours des soies disposées avec régularité sur les anneaux; et d'ordinaire les individus, pourvus de nombreux appendices extérieurs (antennes, cirrhes, parapodes), présentent dans leurs organes des sens et leurs néphridies une complexité que les Archiannélides n'offrent jamais.

En opposant les uns aux autres ces divers caractères, on aboutit aux diagnoses suivantes :

Archiannélides. — Corps dépourvu de soies; appendices réduits à deux antennes; néphridies simples et non pelotonnées; cavités métamériques non obstruées par des tractus conjonctifs; glandes sexuelles nullement spécialisées et dépourvues de conduits vecteurs propres. En outre, grande simplicité de structure des organes.

Euannélides. — Corps pourvu ou dépourvu de soies. Dans le premier cas, l'opposition avec les Archiannélides est effectuée par ce seul caractère. Dans le second cas, l'opposition est faite par l'absence d'appendices, l'allongement et le pelotonnement des néphridies, l'obstruction des cavités segmentaires, et la spécialisation des glandes sexuelles munies de conduits vecteurs particuliers.

Je n'ai fait nulle mention, contrairement à Fraipont (5), et dans cet essai de diagnoses taxonomiques, des rapports d'adhérence établis entre l'ectoderme et la moelle nerveuse. Un certain nombre d'auteurs, parmi lesquels Pruvot (16), ont en effet montré que souvent cette moelle est soudée à

l'ectoderme chez la plupart des Annélides vraies, au moins par places; et moi-même (19) j'ai retrouvé, chez diverses Oligochœtes (*Enchytrœides*), une disposition du système nerveux semblable à celle signalée chez les Archiannélides.

IV. Les Annélides vraies ou Euannélides doivent être subdivisées suivant que le corps présente des soies (*Chétopodes*) ou n'en porte pas (*Achètes*); cette division, qui conduit à séparer les Hirudinées des autres Annélides, est en effet très naturelle, car elle porte non seulement sur la manière d'être des appendices locomoteurs, mais encore sur les diverses autres dispositions organiques.

Les *Hirudinées* ou *Achètes* présentent les caractères suivants : « absence de soies et d'appendices, présence fréquente de ventouses servant à la fixation du corps, cavités segmentaires souvent obstruées par des tractus conjonctivo-musculaires, glandes sexuelles spécialisées ». Les Hirudinées se rattachent aux Archiannélides par un type à structure bien peu complexe, l'*Histriobdella* ou *Histriodrilus*, étudié par Fraipont (5); cet animal montre une simplicité organique fort grande, tout en présentant déjà une spécialisation assez accentuée dans le sens Hirudinée.

Les *Chétopodes* sont ainsi caractérisés : « Corps muni de soies et parfois d'appendices (antennes, cirrhes), dépourvu de ventouses; cavités segmentaires libres le plus souvent. » La classe des Chétopodes contient les deux sous-classes des *Oligochœtes* et des *Polychœtes*, dont les différences sont bien connues, et sur lesquelles il est par suite inutile d'insister; ces différences portent de préférence sur les glandes sexuelles, munies de conduits vecteurs propres et localisées dans une région déterminée chez les Oligochœtes, dépourvues de ces canaux et éparses chez les Polychœtes. En outre, les soies des seconds sont portées par des parapodes, et leur corps présente des appendices; ces appendices manquent aux premiers, et leurs soies sont directement insérées sur le corps.

Il serait peut-être convenable de grouper sous le nom

d'Archichétopodes certaines formes inférieures telles que les *Saccocirrus*, les *Polyophthalmus*, etc.; les autres genres constitueraient alors la sous-classe des Euchétopodes, divisée ensuite en Oligochœtes et Polychœtes. Seulement une objection s'établit, qui porte sur la présence chez les Oligochœtes de types à structure fort simple, aussi simple que celle des *Saccocirrus*, sauf pour ce qui a trait aux glandes sexuelles et à leurs conduits vecteurs. Le mieux est donc, dans l'état actuel des choses, de conserver l'ancienne division des Chétopodes en Oligochœtes et Polychœtes, tout en signalant la présence, à la base de ces deux groupes, de formes peu complexes et voisines des Archiannélides.

Les *Myzostomes* ne sont point compris dans cette classification. Malgré les études de Nansen (13) et de Graff (7), il est bien difficile d'apprécier les relations naturelles de ces êtres avec les autres animaux en se basant sur leur seule structure anatomique. L'embryogénie est à peine connue; les observations de Beard (3) ont bien montré que la larve appartient, d'après son aspect extérieur, au type *Trochophora;* mais là se bornent nos connaissances.

V. Si les Polymériques détruits rappellent les Polymériques intacts par le début de leur développement, la suite de l'évolution et la structure de l'adulte les en éloignent par contre beaucoup. Les bandelettes mésodermiques commencent par se diviser en somites souvent nombreux; mais les dissépiments se détruisent ensuite, les cavités segmentaires communiquent les unes avec les autres; aussi l'individu parfait possède-t-il un cœlome unique et non métamérisé, semblable à celui des Trochozoaires monomériques. Une autre concordance avec ces derniers provient du nombre des néphridies; il existe d'habitude, chez les Polymériques intacts, une paire de ces appareils par somite; le contraire a lieu pour les Polymériques détruits. L'adulte ne possède au maximum que deux ou trois paires de ces organes; et parfois même, deux ou trois de ces néphridies sont complètement atrophiées.

Les Polymériques détruits ou Pseudannélides contiennent deux classes : les *Sternaspidiens* et les *Géphyriens armés*. Les premiers ont été jusqu'ici rangés parmi les Annélides, et rapprochés tantôt des Oligochœtes, tantôt des Polychœtes; il semble nécessaire de les en séparer. Diverses Annélides montrent bien parfois, en certaines régions du corps, une atrophie locale de plusieurs dissépiments; mais cette atrophie n'atteint pas toutes les cloisons segmentaires comme il en est pour les *Sternaspis*, ni les néphridies, qui sont au nombre d'une paire chez ces derniers. Les Sternaspidiens sont intermédiaires sous plusieurs rapports entre les Annélides et les Géphyriens armés; leur structure dénote sans doute l'ancienne existence de types disparus, appartenant au groupe des Chétopodes, et qui auraient engendré les Polymériques détruits. Le corps des *Sternaspis* présente une disposition annelée bien reconnaissable; il est formé de trente et un somites, parfois distincts les uns des autres, ailleurs confondus; il porte des soies nombreuses rassemblées en certains cas par groupes semblables à des rames de Chétopodes; la musculature elle-même et les centres nerveux présentent une disposition métamérique. Par tous ces caractères, les *Sternaspis* se rapprochent des Annélides; mais par leur cœlome nullement divisé en segments au moyen de cloisons transverses, par la présence d'une seule paire de néphridies, par leur tube digestif enroulé sur lui-même, ils doivent être considérés comme très voisins des Géphyriens armés.

Leur véritable situation est ambiguë; un tableau phylogénétique les montrerait entre les Chétopodes et les Géphyriens armés, car ils correspondent probablement à une persistance, dans la nature actuelle, de ces formes anciennes dont les dissépiments se détruisaient peu à peu en faisant disparaître la métamérisation mésodermique. Mais toute classification est quelque peu systématique; les *Sternaspis*, avec leur cœlome simple et leur unique paire d'organes excréteurs, sont des Polymériques détruits, et il faut donc les ranger

dans ce groupe; en réalité, ils établissent une transition entre les Annélides et les Géphyriens armés.

Toute trace de la segmentation primitive a disparu chez ces derniers, et la larve seule en montre des vestiges. L'adulte ne rappelle en rien une Annélide par son organisation, tout contribue à l'en séparer; les quelques soies placées à la surface du corps, sans se grouper jamais en rames, sont les seuls représentants ataviques des appareils existant autrefois.

Il est probable, si l'on en juge d'après les Sternaspis, que les Géphyriens armés proviennent des Chétopodes à structure déjà bien complexe. Les dissépiments embryonnaires sont fort nombreux (quinze, en moyenne, chez les larves d'*Echiurus*), et ce fait dénote que les Polymériques détruits sont issus de Polymériques intacts munis d'une quantité de métamères relativement grande.

Les diagnoses des deux classes de Polymériques détruits peuvent être formulées de la façon suivante :

Sternaspidiens. — Corps divisé extérieurement en anneaux ; soies nombreuses, rassemblées par groupes symétriques, ou rames, vers les deux extrémités de l'animal.

Géphyriens armés. — Corps non annelé; soies rares, non rassemblées en rames, et placées d'habitude vers l'orifice externe des néphridies ou vers l'extrémité postérieure de l'individu.

VI. Les Trochozoaires monomériques s'écartent beaucoup des Polymériques, et ces différences se présentent hâtivement dans la série des processus; les bandelettes mésodermiques des premiers ne se partagent jamais en somites par des cloisons transversales, contrairement à ce qu'il en est pour celles des seconds. Il en résulte de grandes dissemblances d'aspect entre les individus parfaits; le corps des Monomériques n'est point annelé extérieurement, les centres nerveux ne sont pas modifiés en longues chaînes de ganglions, le cœlome est unique ou divisé irrégulièrement en sinus par des travées conjonctives; enfin les néphridies sont en petit nombre, une paire

le plus souvent, deux paires au plus. Parfois même l'unique paire est atrophiée en partie, l'adulte ne possédant qu'un seul organe d'excrétion. Ces néphridies sont bâties sur le plan de leurs similaires des Polymériques, et font communiquer de même le cœlome avec le dehors, quelle que soit la structure définitive acquise par la cavité générale du corps.

Il est permis de se demander si les Monomériques proviennent de Polymériques déjà bien évolués dans le sens du mésoderme segmenté, ou si ces deux sous-embranchements sont distincts l'un de l'autre dès le début, dès les Trochozoon ancestraux; les premiers auraient alors conservé des bandelettes simples, tandis que les seconds partageaient les leurs en somites; tous deux auraient ensuite subi leur évolution parallèle sans se confondre désormais.

On pourrait apporter à l'appui de la première opinion le fait présenté par les Polymériques détruits, dont le mésoderme commence par se diviser, puis cette scission ne continue pas chez l'adulte; il n'y aurait qu'à supposer une exagération de ce procédé destructif, qui s'exercerait alors de fort bonne heure chez les larves. Il ne me semble pas cependant qu'une telle appréciation mérite d'être acceptée. Plusieurs Monomériques présentent une embryogénie très dilatée; or, d'une manière constante, l'examen des faits montre les bandelettes et le cœlome poursuivant leur évolution, sans jamais offrir, même à l'état rudimentaire, des cloisons semblables aux dissépiments des Polymériques.

Il est aisé de comparer, à ce point de vue, le développement d'un Siponcle à celui d'un Polygordius ou à celui d'un Échiure, car, dans les trois cas, le feuillet moyen se constitue suivant le mode épithélial. Les deux bandelettes mésodermiques du premier restent uniques et ne se segmentent pas; la cavité cœlomique grandit peu à peu sans se diviser; cette simplicité continue sans modification jusqu'à l'âge adulte. C'est le contraire pour les deux autres genres; les bandelettes se partagent de bonne heure en somites, et de même le cœlome; cette disposition se conserve souvent jusqu'à l'état parfait, et

se détruit ailleurs, mais elle n'en a pas moins existé. Et il suffit, pour se convaincre à la fois de la valeur et de la précocité de ces différences, de comparer deux jeunes larves parvenues au même stade, l'une appartenant au premier genre et l'autre aux deux derniers; l'aspect dissemblable offert par le mésoderme et le cœlome montre bien que ces différences sont primordiales et s'établissent dès la *Trochophora*.

Partant, il faut admettre que les Polymériques et les Monomériques sont deux rameaux issus d'une même souche, et n'ayant de rapports entre eux que grâce à leurs ancêtres communs représentés dans la nature actuelle par la larve *Trochophora ;* ils proviennent tous deux des Trochozoon disparus, et ont évolué à part l'un de l'autre en suivant une marche parallèle.

Le sous-embranchement des Trochozoaires Monomériques contient une certaine quantité de types bien connus, et dont il est inutile par suite de discuter les caractères. Ces types sont : les *Géphyriens inermes*, les *Géphyriens tubicoles*, les *Bryozoaires*, les *Brachiopodes*, les *Rotifères*, les *Amphineuriens* et les *Mollusques*. Ces derniers ont subi de telles différenciations, ont donné lieu à des formes si variées et si nombreuses, que leur valeur est à elle seule presque égale à celle de tous les autres réunis; mais, au point de vue morphologique strict, leur plan organique est assez constant pour être opposable à celui de chacune des autres classes, sans mériter une plus grande importance.

Les différences existant entre ces divers groupes ne sont pas égales entre elles, au contraire. Il est possible de distinguer dans ce sous-embranchement, et d'une façon assez naturelle, trois séries principales, dont la première renferme les Géphyriens inermes; la seconde les Géphyriens tubicoles, les Bryozoaires et les Brachiopodes; et la troisième les Rotifères, les Amphineuriens et les Mollusques.

Cette dernière série (*Rotifères*, *Amphineuriens*, *Mollusques*) est caractérisée par la présence chez les larves d'un certain nombre de particularités que l'on ne retrouve pas ailleurs.

Telles sont l'élargissement de la couronne vibratile orale en un voile, la présence d'un pied ventral, et souvent celle d'une glande d'origine ectodermique placée sur le pied ou aux environs du pied; cette glande est destinée à sécréter du mucus ou à fournir la première ébauche d'une coquille cuticulaire. Les animaux rangés dans cette série méritent donc le nom de Vélifères (Velata), étant donnée l'existence assez répandue de ce voile larvaire.

Le voile et le pied manquent aux larves des êtres placés dans la seconde série (*Géphyriens tubicoles*, *Bryozoaires*, *Brachiopodes*): cependant un pédoncule basilaire servant parfois à la fixation du corps et muni d'une glande annexe rappelle assez le pied des Rotifères; mais cet organe n'existe pas toujours, et, dans tous les cas, le voile n'est point représenté. En outre, des appareils spéciaux, qui manquent aux Vélifères, naissent autour de la région orale, et se montrent d'habitude chez les larves encore fort jeunes; ces appareils sont des tentacules, saillies cylindriques et allongées de la paroi du corps, disposées en un cercle tout autour de cette région orale. La présence de tels appendices permet d'accorder aux trois classes de la seconde série le nom commun de Tentaculifères (Brachiata); cette série correspond aux *Brachiostomata* de Carus, plus les Géphyriens tubicoles.

Ces animaux se distinguent en outre des autres Monomériques par un dernier caractère relatif au mode d'accroissement de l'individu. Étant donné le corps de la larve, ou *prosoma*, une région déterminée de ce corps, voisine de la bouche, s'accroît seule pour produire la majeure partie du corps de l'adulte, du *metasoma*. Cette absence d'équilibre dans le développement ultérieur ne se retrouve point chez les Vélifères; elle existe aussi chez les Géphyriens inermes, mais avec un caractère différent.

Les larves des *Géphyriens inermes*, parfois munies d'une enveloppe amniotique, ne possèdent ni voile, ni pied, ni tentacules; les individus parfaits portent bien des tentacules péribuccaux, mais ces derniers apparaissent beaucoup plus

tard que chez les Tentaculifères vrais, et occupent une région plus restreinte. Le prosoma présente aussi des défauts d'équilibre dans son extension; la partie inférieure du corps s'accroît plus que les autres, de sorte que l'anus, d'abord postérieur ou peu s'en faut, devient médian, et finalement antérieur; de même que chez les Tentaculifères, la symétrie du métasoma ne répond pas entièrement à celle du prosoma, seulement la région métasomique n'est point la même dans les deux cas.

L'extrémité orale du corps se transforme en une trompe rétractile, que manœuvrent des muscles volumineux, spéciaux aux Géphyriens inermes. Cette trompe prend naissance hâtivement; on la voit représentée, avec ses muscles, chez des larves qui viennent de quitter à peine leur amnios; il est donc permis de caractériser la troisième série des Monomériques avec cet organe, et de la désigner sous le nom de Rhynchifères (*Rhyncata*).

Les Géphyriens inermes sont d'ordinaire placés à côté des Géphyriens armés, et il faut bien reconnaître que les adultes se ressemblent sous beaucoup de rapports; la cavité générale est ample, l'intestin enroulé en spirale, les centres nerveux sont conformés de la même manière. Il existe cependant un certain nombre de caractères, tirés de l'étude des individus parfaits, qui dénotent les différences découlant des origines distinctes : la trompe des Géphyriens armés, nullement rétractile, est une simple extension de la région antérieure du corps; l'ectoderme porte des soies; l'anus est terminal, d'où la conclusion que le métasoma ne correspond point ici à celui des Géphyriens inermes. Les dissemblances sont bien plus nettes encore en s'adressant aux larves; les bandelettes mésoblastiques des seconds ne sont jamais métamérisées, et le contraire arrive chez les embryons des premiers. Les concordances sont fortuites; elles portent seulement sur la grande extension prise par la cavité générale, sur l'absence de tractus conjonctifs dans cette cavité, et sur l'enroulement spiralaire de l'intestin; ces concordances n'ont

aucune valeur en pareil cas, car elles correspondent à des modifications similaires s'exerçant assez tard sur des organes dont l'évolution initiale était différente.

VII. Le résultat de cette longue discussion serait atteint à mes yeux s'il m'était donné, non pas d'entraîner la conviction entière des naturalistes —, ce serait trop demander peut-être —, mais de faire comprendre que les opinions déjà anciennes relatives aux affinités des Annélides et des Mollusques doivent être acceptées et amplifiées même, contrairement aux assertions des frères Hertwig et de leurs élèves. J'ai essayé d'exposer mes idées sous une forme systématique, en groupant suivant une nouvelle méthode les animaux que j'ai étudiés. Je n'ai pas la prétention de croire cette méthode conforme à la réalité des choses; j'ai simplement tâché d'exprimer les relations naturelles qui existent entre plusieurs animaux, et d'approcher ainsi le plus possible de la véritable série phylogénétique des êtres, telle qu'elle s'est établie dans le cours des âges.

CONCLUSIONS.

Les conclusions de ce mémoire seront courtes. Elles se borneront à rappeler d'abord les caractères des divisions effectuées dans l'embranchement des Trochozoaires, et à les condenser ensuite sous forme de tableaux. Le premier de ces tableaux donnera la place probable des Trochozoaires parmi les Cœlomates; le second résumera la classification de ces mêmes Trochozoaires; enfin, le troisième essaiera de montrer sous une forme graphique les affinités possibles existant entre les divers groupes, et d'indiquer peut-être, par ce procédé, la manière suivant laquelle l'évolution des Trochozoaires s'est accomplie autrefois.

Embranchement des TROCHOZOAIRES (*Trochozoa*).

Cet embranchement est caractérisé par l'apparition constante, au début des développements dilatés, d'une larve appartenant au

type *Trochophora*. Cette forme embryonnaire présente elle-même, comme caractères spéciaux, les trois dispositions suivantes :

1° Des cils vibratiles ectodermiques, souvent disposés en couronnes annulaires plus ou moins nombreuses; l'une de ces couronnes, ou *couronne orale*, placée au niveau de la bouche, se fait remarquer par sa persistance.

2° Un mésoderme dérivant d'un petit nombre d'initiales (souvent *deux*); et un cœlome schizocœlien, c'est-à-dire ne provenant pas de la cavité archentérique. Les Brachiopodes seuls feraient exception à cette règle, mais il convient sans doute de n'accepter qu'avec réserve les faits connus sur leur évolution embryonnaire.

3° Une paire d'appareils excréteurs, ou *reins céphaliques*, apparaissant de très bonne heure dans le cours du développement.

1er Sous-embranchement : POLYMÉRIQUES (*Polymeria*).

Bandelettes mésodermiques produisant hâtivement et suivant une marche régulière des cloisons verticales (dissépiments) qui divisent le cœlome en segments.

— 1re Série : POLYMÉRIQUES INTACTS (*Polymeria intacta*) ou ANNÉLIDES.

Cloisons cœlomiques (dissépiments) persistant chez l'adulte et déterminant une segmentation annulaire du corps.

I. Type des *Archiannélides*.

Corps dépourvu de soies; appendices réduits; néphridies simples et non pelotonnées; cavités métamériques non obstruées par des tractus conjonctifs; glandes sexuelles non spécialisées et dépourvues de conduits vecteurs propres. — Une seule classe : *Archiannélides*.

II. Type des *Euannélides achètes*.

Corps dépourvu de soies et d'appendices; présence fréquente de ventouses servant à la fixation du corps; néphridies pelotonnées; cavités segmentaires souvent obstruées par des tractus conjonctivo-musculaires; glandes sexuelles spécialisées, munies de conduits vecteurs propres. — Une seule classe : *Hirudinées*.

III. Type des *Euannélides Chétopodes*.

Corps muni de soies et parfois d'appendices, dépourvu de ventouses; cavités segmentaires libres le plus souvent. — Une seule classe : *Chétopodes*.

— 2e Série : POLYMÉRIQUES DÉTRUITS (*Polymeria destructa*) ou PSEUDANNÉLIDES.

Cloisons cœlomiques (dissépiments) disparaissant chez l'adulte, et laissant simple la cavité générale du corps.

IV. Type des *Sternaspidiens.*

Corps divisé en anneaux extérieurement; soies nombreuses, rassemblées en rames vers les deux extrémités de l'individu. — Une seule classe : *Sternaspidiens.*

V. Type des *Géphyriens armés.*

Corps non annelé; soies rares, non rassemblées en rames, et placées d'habitude vers l'orifice externe des néphridies ou vers l'extrémité postérieure de l'individu. — Une seule classe : *Géphyriens armés.*

2e Sous-embranchement : MONOMÉRIQUES (*Monomeria*).

Bandelettes mésodermiques ne produisant point régulièrement de cloisons verticales destinées à diviser le cœlome en segments; cavité cœlomique simple, ou partagée en sinus.

— 3e Série : Rhynchifères (*Rhyncata*).

Région orale du corps de la larve modifiée en une trompe rétractile qui persiste chez l'adulte; région postérieure du corps de la larve s'accroissant plus que toutes les autres et formant la majeure partie de l'individu parfait.

VI. Type des *Géphyriens inermes.*

Caractères de la série. — Une seule classe : *Géphyriens inermes.*

— 4e Série : Tentaculifères (*Brachiata*).

Région orale du corps de la larve nullement modifiée en trompe rétractile, portant de bonne heure des tentacules cylindriques, et s'accroissant plus que les autres pour former la majeure partie de l'individu parfait.

VII. Type des *Géphyriens tubicoles.*

Organisation générale assez complexe; tentacules directement insérés sur le corps; un appareil sanguin clos et distinct de la cavité générale; point de manteau. — Une seule classe : *Phoronidiens.*

VIII. Type des *Bryozoaires.*

Organisation générale simple; tentacules insérés directement sur le corps, sauf chez les *Rhabdopleura;* pas d'appareil sanguin ni de manteau. — Une seule classe : *Bryozoaires.*

IX. Type des *Brachiopodes.*

Organisation générale assez complexe; tentacules insérés sur des prolongements de la paroi du corps, ou bras; pas d'appareil sanguin distinct de la cavité générale; un manteau. — Une seule classe : *Brachiopodes.*

— 5ᵉ Série : VÉLIFÈRES (*Velata*).

Région orale de la larve nullement modifiée en trompe et ne portant point de tentacules; couronne vibratile orale souvent élargie en un voile bilobé; présence fréquente d'un pied ventral et d'une glande placée sur le pied ou aux environs du pied.

X. Type des *Rotifères*.

Organisation générale fort simple; corps de très petite taille; couronne vibratile conservée à l'état adulte; un seul ganglion nerveux. — Une seule classe : *Rotifères*.

XI. Type des *Amphineuriens*.

Organisation générale complexe; corps assez grand; couronne vibratile absente chez l'adulte; plusieurs ganglions nerveux rassemblés dans la région antérieure du corps, et émettant deux paires de longs nerfs latéraux; un test formé en majeure partie de spicules calcaires développés dans les téguments. — Une seule classe : *Amphineuriens*.

XII. Type des *Mollusques*.

Organisation générale complexe; corps assez grand; couronne vibratile absente chez l'adulte; plusieurs ganglions nerveux rassemblés dans la région antérieure du corps, et unis à d'autres ganglions situés dans les régions moyenne ou postérieure; corps nu, ou possédant une coquille correspondant à une cuticule calcaire. — Cinq classes :

Solenoconques, formant à elle seule le sous-type des *Prémollusques*.

Lamellibranches, *Gastéropodes*, *Ptéropodes* et *Céphalopodes*, formant par leur réunion le sous-type des *Eumollusques* ou *Mollusques vrais*.

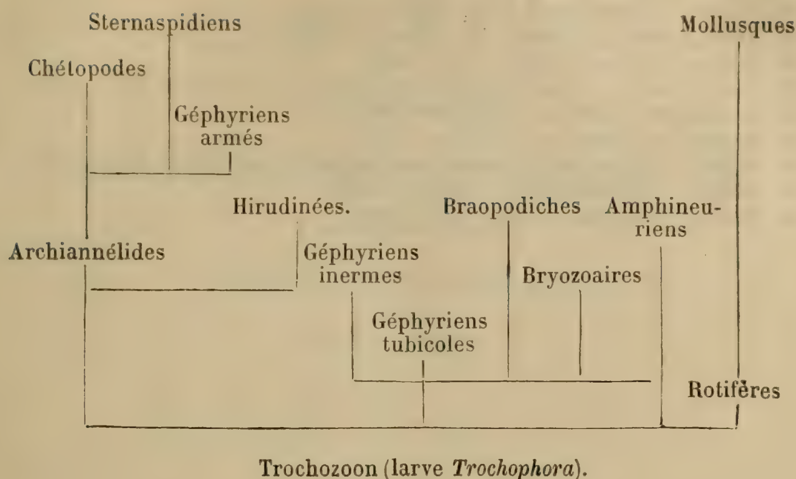
Premier tableau montrant la position des Trochozoaires parmi les Cœlomates.

Cœlomates......	Vers................	Plathelminthes.
		Némathelminthes.
		TROCHOZOAIRES.
	Arthropodes.........	Arthropodes.
	Entérocœliens vrais..	Chœtognates.
		Echinodermes.
		Entéropneustes ou *Hémichordés*.
		Tuniciers ou *Urochordés*.
		Vertébrés ou *Céphalochordés*.

Deuxième tableau donnant la classification des Trochozoaires.

- TROCHOZOAIRES.
  - **Polymériques.**
    - INTACTS (Annélides).
      - ARCHIANNÉLIDES .... Archiannélides.
      - EUANNÉLIDES ...
        - Achètes..... Hirudinées.
        - Chétopodes.. Chétopodes..
          - *Oligochœtes.*
          - *Polychœtes.*
    - DÉTRUITS (Pseudannélides) ....
      - Sternaspidiens.
      - Géphyriens armés.
  - **Monomériques.**
    - RHYNCHIFÈRES .... Géphyriens inermes.
    - TENTACULIFÈRES ....
      - Géphyriens tubicoles.
      - Bryozoaires.
      - Brachiopodes.
    - VÉLIFÈRES ....
      - Rotifères.
      - Amphineuriens.
      - MOLLUSQUES.
        - *Prémollusques.* — *Solénoconques.*
        - *Eumollusques.*
          - *Acéphalés.*
          - *Gastéropodes.*
          - *Ptéropodes.*
          - *Céphalopodes.*

Troisième tableau.



Trochozoon (larve *Trochophora*).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Balfour. — Traité d'embryogénie.
2. Barrois (J.). — Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, Lille 1877. — *Journal de l'anat. et de la phys.*, 1886.
3. Bourne. — *Mitth. aus d... Neapel*, 1884.
4. Claparède et Metschnikoff. — *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, 1869.
5. Fraipont. — Monographie du Polygordius, dans *Fauna und flora... von Neapel; Archives de biologie*, 1881-82.
6. Giard. — *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1875-77. — *Revue scientifique*, 1876.
7. Graff. — *Report of... Challenger*; Zool., vol. X, 1884.
8. Harmer. — *Quart. J. of Mic. Sc.*, XCVIII.
9. Hatschek. — *Arb. aus... der Wienn*, 1878-81-83.—*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 1877.
10. Hertwig (O. et R.). — *Jenaische Zeitschrift*, 1881-83.
11. Kleinenberg. — *Quart. J. of Micr. Sc.*, 1879. — *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, 1886.
12. Kowalevsky. — *Mém. Acad. Saint-Pétersbourg*, 1871. — *Réunion des naturalistes russes à Kasan* en 1873. — *Annales du Musée de Marseille*, 1884.
13. Nansen. — Bidrag til Myzostomernes... og Histologi. —*Bergens Museum*, 1885.

14. Nussbaum. — *Arch. slaves de biol.*, 1886.
15. Patten. — *Arb. aus d. Wienn*, 1886.
16. Pruvot. — *Arch. Zool. Exp.*, 1885.
17. Ray Lankester. — *Quart. J. of Micr. Sc.*, 1874.
18. Rietsch. — *Ann. sc. nat.; Zool.*, 1882.
19. Roule (Louis). — *Ann. sc. nat.; Zool.*, 1889. — *Arch. Zool. Exp.*, 1890.
20. Salensky. — *Arch. de biol.*, 1882-83-87.
21. Selenka. — *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, 1875.
22. Semper. — Zoologische Aphorismen, *Deutsch. Acad. Wiss. Wienn*, 1872.
23. Spengel. — *Mitth. auss d... Neapel*, 1879.
24. Zelinka. — *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, 1889.

CRUSTACÉS

RARES OU NOUVEAUX

DES CÔTES DE FRANCE

ET PARTICULIÈREMENT

CEUX DE LA BRETAGNE

Par M. HESSE (1).

38e ARTICLE.

DESCRIPTION D'UN NOUVEAU CRUSTACÉ DE L'ORDRE DES *Cirrhipèdes pédonculés* DE LA FAMILLE DES *Lépadiens* DU GENRE *Anatife*.

Je viens reprendre les recherches que j'avais depuis longtemps mises de côté et continuer les études que j'avais déjà faites, sur les transformations que subissent les Crustacés *Cirrhipèdes pédonculés* pour atteindre leur état complet de transformation.

Cette occasion me permettra de revendiquer les droits qui me reviennent à la découverte de l'origine cirrhipédienne des Sacculinidés, faite par moi il y a vingt-deux ans (2), droits qu'ignorait certainement M. de Lacaze-Duthiers,

(1) Les deux mémoires qui vont suivre avaient été envoyés à la rédaction des *Annales des sciences naturelles* par M. Hesse peu de temps avant la mort de ce regretté savant. Les planches ont été corrigées par lui mais il n'a pu revoir les épreuves du texte.

(2) *Annales des sciences naturelles*, 1866, t. VI, 10e article, p. 337 à 343, pl. XII.

quand il les attribuait à un de ses élèves, M. Delage dont les recherches sont tout à fait récentes (1). L'historique de la question se trouve établi dans la suite de ce mémoire.

Voici le nouveau crustacé dont je donne ci-après la description :

CIRRHIPÈDE PÉDONCULÉ ÉCHANCRÉ.
Cirrhipedes pedunculatus laciniatus (*nobis*).

Il est de la taille ordinaire (2) des crustacés qui appartiennent à sa catégorie, et qui, je pense, ont aussi sa manière de vivre et de se propager.

Je me crois donc dispensé d'en faire la description, si ce n'est de signaler une particularité qui peut être spéciale à l'individu qui est en question ; je veux parler d'une petite échancrure qui se trouve à la base dorsale de sa coquille (3) et qui est, peut-être, particulière à son espèce, ce que je n'ai pas vérifié, attendu que je n'ai eu que cet individu à ma disposition, mais que je crois, dans tous les cas, de peu d'importance.

Ce crustacé, à l'âge embryonnaire, ne se distingue pas de ses congénères (4), après cette métamorphose, il n'offre encore rien d'exceptionnel ; son corps est de forme ovale et allongé et tout à fait disposé à faciliter sa natation. L'enveloppe dans laquelle il est renfermé est très mince, et laisse voir facilement, par sa transparence, son contenu (5).

Vue en dessus, sa *tête* se distingue du reste du corps par un sillon circulaire, qui l'environne et au milieu duquel est son bord frontal, où l'on aperçoit deux larges taches rouges et plates qui sont les *yeux*, elle ne présente aucun appendice saillant qui remplace les *antennes;* son corps se termine en pointe aiguë, partagée en deux par une raie mé-

(1) *Revue scientifique*, 18 août 1888, n° 7, p. 209.
(2) Pl. 5, fig. 1.
(3) Pl. 5, fig. 2.
(4) Pl. 5, fig. 5 et 6.
(5) Pl. 5, fig. 5 et 6.

diane qui la sépare, et par une autre transversale qui en limite la longueur.

Vue en dessous (1) la tête offre, à son bord frontal, une petite lame plate et triangulaire, ayant la forme d'une *visière* (2) qui semble destinée à abriter les *yeux*.

Plus bas, on aperçoit, des deux côtés, les trois paires de pattes qui sont courtes et robustes, garnies de poils ou d'épines rigides.

A la base de celle-ci, on voit le *tube rostral* qui est fort, cylindrique et s'abaisse sur le thorax duquel il s'approche ou s'écarte, à volonté, dans la direction verticale. Il est pourvu, en haut, de chaque côté, de deux *yeux* et son extrémité inférieure présente une ouverture large et ronde au milieu de laquelle on aperçoit le *suçoir* qui lui sert à pomper sa nourriture.

L'extrémité inférieure du corps se termine aussi par une sorte de *canal cylindrique* accompagné, de chaque côté, par une lame qui le protège et le maintient.

A cet état de chose, survient un degré de transformation plus avancé (3) dans lequel je n'ai figuré l'embryon qu'en dessous.

Le *bord frontal* est remarquable par sa largeur qui représente une légère échancrure au milieu et des deux côtés, se termine en pointe légèrement relevée et forme l'*oreille*.

Un peu plus bas, et aussi au milieu de la tête, on voit une petite plaque circulaire au milieu de laquelle se trouve un *œil*.

Des deux côtés sont rangées latéralement des pattes robustes et garnies de pointes aiguës, au nombre de six, dont les deux premières sont simples et les quatre autres biramées.

A la base de ces pattes, et conséquemment au milieu du corps, se trouve le *tube buccal* qui est très gros, présentant, à la moitié de sa longueur, un rétrécissement, suivi d'un

(1) Pl. 5, fig. 6.
(2) Pl. 5, fig. 17.
(3) Pl. 5, fig. 7.

élargissement et terminé enfin par l'ouverture circulaire de celle-ci.

La *carapace* ovale finit en pointe aiguë, divisée en deux parties égales accolées l'une à l'autre (1).

A la phase dont je viens de donner la description, succède celle que voici et qui est infiniment plus compliquée. Elle doit précéder celle où, probablement, comme dans les autres espèces, elle correspond aux formes *Cypridiennes* qui sont les dernières.

Vue en *dessous*, car je ne l'ai dessinée que de côté, l'animal présente, au bord frontal, deux énormes appendices plats, terminés en pointes aiguës avec une légère ouverture ovale au centre, qui est celle des *organes auditifs* (2).

Un peu plus bas, au milieu de la carapace, se trouvent les *pattes* qui sont très longues et relativement assez grêles, particulièrement les premières qui sont simples, suivies des deux autres pattes latérales doubles, garnies de pointes aiguës très robustes et dont les plus courtes et les dernières sont armées de pointes crochues et barbelées (3).

A la base des premières pattes et au milieu du corps, on aperçoit une petite plaque ronde, armée, de chaque côté de son bord supérieur et inférieur, de deux petits appendices pointus et au centre desquels se trouve *l'œil*.

En dessous, et également au milieu du corps, se présente le *tube buccal* qui est cylindrique et assez long et gros, présentant, à sa partie moyenne, un rétrécissement latéral suivi d'un élargissement et terminé, à son extrémité, par une large ouverture arrondie, au milieu de laquelle on aperçoit le *suçoir* (4).

Le reste de la carapace finit en pointe et donne attache à un très gros et très étroit prolongement caudal, barbelé sur les bords et bifurqué à son extrémité.

(1) Pl. 5, fig. 8.
(2) Pl. 5, fig. 9.
(3) Pl. 5, fig. 14.
(4) Pl. 5, fig. 9.

Cette extrémité, très grosse, est formée d'un tube arrondi, terminé par deux appendices accolés et cylindriques au centre desquels sont deux petites tiges minces et barbelées (1).

On aperçoit aussi, derrière celle-ci, un autre appendice de la même forme et presque de la même grandeur, qui part de sa base et est légèrement incurvé au milieu (2).

Le même crustacé, vu de profil, et au même grossissement, présente les dispositions suivantes :

On aperçoit d'abord les deux appendices frontaux qui, vus dans cette position, semblent doubles et affectent la forme d'une fourche (3).

Un peu plus bas, on aperçoit les pattes latérales dont j'ai parlé en décrivant l'autre surface et la carapace ovale et pointue qui, à son extrémité inférieure, donne attache aux deux prolongements longs et grêles dont j'ai donné la description (4).

Le reste du corps ne présente rien de particulier; on aperçoit seulement, dans la région frontale, un petit point rouge qui est *l'œil*.

Habitat. — Trouvé en grande quantité, le 5 octobre 1868, sur la carène d'un navire marchand, venant du Brésil et arrivé à Brest où il a débarqué sa cargaison.

§ 1.

Le *Cirrhipède* que je viens de décrire forme-t-il une espèce particulière à raison de l'échancrure qu'il présente à la base de son pédicule, ce qui aurait l'avantage de lui permettre, en se renversant en arrière, de faciliter l'ouverture de ses valves ou, comme je l'ai dit, serait-il une exception due au hasard, ce qui n'a, du reste, que peu d'intérêt et caractériserait seulement cette espèce?

(1) Pl. 5, fig. 16.
(2) Pl. 5, fig. 9 et 10.
(3) Pl. 5, fig. 10.
(4) Pl. 5, fig. 10.

Je n'en ai recueilli qu'un seul individu, ne me doutant pas qu'il pourrait m'en fournir d'autres de divers âges, et ceux que j'ai obtenus n'ont fait que confirmer ce que j'avais déjà observé; à savoir que les larves, qui sortent de leur œuf pour subir leurs différentes métamorphoses, les terminent par celle de *Cypris*, qui est, selon moi, l'avant-dernière de celles auxquelles ils soient soumis et qui, par leur forme ovale, allongée et pointue des deux bouts, leur facilite leurs mouvements (1), mais je ne crois pas que ce soit dans le but que leur assigne M. le professeur Delage dans son ouvrage sur les évolutious de la *Sacculine* et je n'admets pas non plus que ces êtres qui sont nés *hermaphrodites*, c'est-à-dire possédant les deux sexes réunis, puissent à volonté en changer comme de carapace et que le sexe féminin ne partagerait pas cet avantage; alors l'hermaphrodisme n'existerait plus.

Une telle perturbation dans un ordre de choses que je crois immuable serait d'autant plus inexplicable qu'elle ne me paraît justifiée par aucune nécessité, et, d'ailleurs, à quel signe peut-on reconnaître leur sexe?

J'ai du reste suivi avec une grande patience et une non moins grande ténacité les diverses transformations subies par un *Cirrhipède* qui, dans l'ordre de la classification, n'est pas éloigné des *Sacculines* et conséquemment doit avoir de nombreux rapports, dans leur transformation, avec eux, et en a aussi effectivement : je veux parler du *Scalpel oblique*. Or celui-ci, après avoir subi quatre à cinq métamorphoses, a atteint celle de *Cypris* qui est la seule qui ait précédé sa transformation complète en *Cirrhipédien*.

On ne voit pas de raisons suffisantes selon moi, du moins, pour condamner ces malheureuses larves à s'exposer à des dangers qui, dans un état de choses ordinaire, et que je dirai naturel et logique, leur avait été évité.

Elles ne sont pas, en effet, outillées de manière à pouvoir exécuter, sans fatigues et sans dangers, des travaux qui sont

(1) Cette forme est en effet la plus favorable, attendu que c'est celle des bateaux et qu'elle leur permet de naviguer plus facilement.

évidemment au-dessus de leurs forces et dont la nécessité ne me paraît pas justifiée, attendu qu'elles ont continuellement ouvertes et à leur disposition les larges ouvertures *cloacales*, toujours béantes, qui leur éviteraient des peines infinies.

Que dire aussi de l'intervention de cette armée, de cet état-major, de *petits mâles* et *gros mâles*, de ces *mâles larvaires complémentaires* ou *pygmées* qui seraient soumis à ces corvées et négligeraient nécessairement le personnel féminin avec lequel ils paraissaient cependant si intimement liés que leur séparation semblait impossible?

Pour mon compte, je trouve la chose difficile à résoudre.

Mais ce qui est, je crois, non moins difficile à expliquer, c'est l'existence d'une larve que j'ai publiée dans les *Annales des sciences naturelles* de 1866, pages 346 à 360, sous le nom de *Sacculidine du Cancer mænas*, tome VI, planche 12, qui n'a pas été probablement trouvée, puisqu'elle n'a pas été décrite par M. Delage (1), si habile et si minutieux observateur, et cependant elle valait la peine qu'on y fît attention, car c'est à elle que je dois d'avoir été le premier à découvrir l'origine *cirrhipédienne de ces crustacés* si bien déguisée sous l'enveloppe des *Sacculidines?*

Il ne me reste plus que quelques observations peu importantes à faire sur l'ouvrage de M. Delage, dont j'apprécie le mérite; je ne m'arrêterai qu'à une chose, qui m'a paru la plus saillante et qui existe à la figure 2 de la planche XXIII, représentant un *Nauplius,* après la première mue, auquel il donne pour *antenne*, A, les deux premières pattes thoraciques, n°s 10 et 11, alors que celles-ci, qui du reste occupent leurs places normales, à l'extrémité latérale du bord frontal, sont indiquées comme des *cornes* T, il y a évidemment une erreur, mais qui n'en commet pas?

Dans les recherches longues et minutieuses qu'il a entreprises, pour produire un travail aussi complet que le sien,

(1) D'autre part, M. Delage fait mention de ce crustacé dans son évolution des *Sacculines*, p. 435, article 10, t. IV, 1866.

il n'a pas rencontré la larve pourtant bien visible et remarquable de la *Sacculine* du *Cancer Mænas* dont il connaissait cependant l'existence et la forme, puisqu'il la mentionne dans son index bibliographique, page 435, n° XXV, 5e série, 6-11, et qui méritait cependant, je crois, son attention, d'autant, comme je l'ai dit, qu'elle m'a servi à découvrir les choses les moins attendues.

Ici se bornent les observations que j'ai cru devoir publier afin de rappeler la découverte que j'ai faite autrefois des origines *cirrhipédiennes* des *Sacculines*.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 5.

Fig. 1. — *Cirrhipède échancré* adulte, vu de profil et réduit à la moitié de sa taille ordinaire.

Fig. 2. — Petite échancrure qu'il porte à la base dorsale de sa coquille.

Fig. 3 et 4. — Jeunes larves, très amplifiées, vues à leur sortie de l'œuf.

Fig. 5 et 6. — Les mêmes, mais à un état de croissance plus avancé.

Fig. 7. — Autre larve, mais beaucoup plus grossie, vue en dessous, montrant son tube rostral très développé.

Fig. 8. — Extrémité, terminée en pointe, de son abdomen.

Fig. 9. — Larve beaucoup plus grande et dans un âge plus avancé, vue en dessous, et montrant ses *oreilles* très longues, ses six pattes latérales, armées de poils rigides et d'épines crochues et très fortes et, au milieu du thorax, son rostre *buccal tubiforme* et sa carapace terminée en pointe par un appendice caudal barbelé, doublé en dessus, d'un autre prolongement caudal semblable, qui est également de la même longueur et comme lui barbelé sur les côtés.

Fig. 10. — La même, au même grossissement, vue de profil, laissant voir plus facilement ses antennes, ses pattes et les deux longs appendices qui terminent la carapace.

Fig. 11. — L'extrémité du rostre, vu en dessus, très grossi, montrant la trompe qui se trouve au milieu, accompagnée latéralement de deux fortes griffes.

Fig. 12. — La même partie de l'extrémité du rostre sortie de son invagination, avec trois fortes griffes crochues, vue en dessous.

Fig. 13. — Appendices *auriculaires*, très grossis et vus à plat.

Fig. 14 et 15. — Pattes latérales très grossies.

Fig. 16. — Extrémité très amplifiée de l'abdomen de la larve 9, dans laquelle on voit la terminaison de deux petits prolongements tubiformes, desquels sort une petite tige mince et garnie de poils.

Fig. 17. — Sorte de petite lame plate, placée horizontalement en dessus des yeux de l'embryon et leur servant comme de visière.

RECHERCHES
SUR LES MÉTAMORPHOSES

QUE SUBISSENT

LES CRUSTACÉS *CIRRHIPÉDIENS*

PENDANT LA PÉRIODE EMBRYONNAIRE

Par M. HESSE.

39e ARTICLE.

DESCRIPTION D'UNE NOUVELLE LERNÉE BRANCHIALE
DU CHABOISSEAU DE MER A LONGUES ÉPINES.

Il n'est pas, je crois, dans toute la *Carcinologie*, de crustacés dont les débuts embryonnaires soient aussi extraordinaires et aussi inattendus que ceux des *Cirrhipèdes*. On ne doit donc pas s'étonner qu'ils soient si peu connus et que nous commencions seulement à en découvrir les nombreuses singularités. Quoi de plus surprenant, en effet, que celles par lesquelles les *Scalpels obliques* sont obligés de passer, pour remplir les conditions de transformation qui leur sont imposées, telles, par exemple : celle de *Clypéoïde* ou *Conchylioïde*, et enfin celle de *Trapézoïde* qui est l'avant-dernière de celles auxquelles ils sont soumis !

Si, de celles-ci, nous passons à la larve de la *Sacculina Carcini*, nous la voyons soumise à des obligations du même genre, car, après avoir séjourné aussi dans une coquille *cypridienne*, elle l'abandonne tout à coup, pour occuper

une carapace large et déprimée, qui a quelque rapport avec celles des *Peltocéphales*.

Ces rigoureuses conditions sont aussi imposées à la *Lernée branchiale;* qui l'aurait cru? car elles sont encore plus singulières pour ce crustacé, à raison de leur bizarre existence.

Enfin, je l'ai aussi trouvée obligatoire pour la *Lépadine anatife échancrée*, qui figure dans mon 38e article.

Ces découvertes, qui sont dues à des études longues et persévérantes, n'ont pas pu se faire immédiatement ; mais successivement, et à une certaine distance l'une de l'autre, et conséquemment elles sont dispersées et nécessitent des recherches que je voudrais simplifier.

J'ai, en conséquence, prié M. le directeur des annales de vouloir bien m'accorder la permission de réunir ces extraits dans un seul article, de manière à les rendre plus faciles à consulter.

Comme je m'y attendais, M. Milne-Edwards a accueilli, avec sa bienveillance habituelle, la demande que je lui ai adressée : je vais donc en profiter pour utiliser, autant que possible, les résultats que j'ai obtenus dans mes recherches.

Ainsi que je viens de le dire, elles ne comprennent que trois *Cirrhipèdes*, l'*Anatife échancrée* ayant paru dans le 38e article, celui que je publie actuellement ne contient que :

1° Le *Scalpel oblique ;*

2° La *Sacculina Carcini ;*

3° La *Lernée branchiale du Gade petit.*

SCALPEL OBLIQUE OU SCALPEL VULGAIRE.

Ce fut le 29 mars 1859 que je présentai à l'Académie des sciences le mémoire dans lequel je lui faisais connaître les métamorphoses que subissent les *Scalpels obliques* dans leurs périodes embryonnaires.

Ce travail fut soumis à l'examen d'une commission dési-

gnée à cet effet, et il fut inséré dans le tome XI des *Annales des sciences* de 1859, pages 160 et suivantes (1).

A cette époque, dont la date est déjà bien éloignée, je ne me doutais pas des suites que cette découverte devait produire plus tard, en me mettant sur la trace d'autres transformations, non moins extraordinaires ; mais, poussé par le désir d'en obtenir d'autres, je continuai avec patience mes recherches.

Une de mes plus curieuses surprises fut d'abord l'apparition surprenante de la larve de ce crustacé dans une coquille bivalve, ayant la plus grande analogie avec celles qui habitent les *Ostracodes* ou *Cypridiens* (2). Je crus à une erreur et je fus obligé de vérifier scrupuleusement le fait avant d'y croire. Mais elle fut encore plus grande lorsque je vis à la partie antérieure et latérale de la coquille (3) et des deux côtés, une ouverture circulaire qui, étant plus large de diamètre que celle de l'œil, lui permettait de pivoter sur lui-même. Cette évolution inattendue et ce regard fixe considérablement grossi par le microscope me produit un singulier effet. Ce mouvement de rotation a lieu de gauche à droite (4).

Je remarquais aussi la force musculaire des deux premières pattes qui sont terminées par une sorte de *sabot* ayant la forme de ceux des *solipèdes* (5), or cette force, qui me semblait relativement considérable si on la compare surtout à la gracilité des pattes natatoires (6) de ce même individu, s'explique facilement lorsqu'on connaît l'usage auquel elles sont, l'une et l'autre, destinées et qui sont bien différentes.

Les deux pattes antérieures, en effet, dans le mouvement de culbute que subit le corps lorsqu'il passe de la position

(1) Cette commission se composait de MM. Dumas, Milne-Edwards et de Quatrefages.
(2) Pl. 6, fig. 3.
(3) Pl. 6, fig. 3.
(4) Pl. 6, fig. 5.
(5) Pl. 6, fig. 6.
(6) Pl. 6, fig. 7.

horizontale à la verticale (1) doivent offrir une résistance assez ferme pour supporter le poids de cette évolution subite et en assurer désormais la solidité. Il est, en outre, à remarquer que chez les autres *Pédonculés*, ceux qui ont des points d'attache, les ont terminés par un *épatement* qui s'étale sur le corps sur lequel ils se fixent, mais chez ceux-ci c'est par un *pincement* à l'aide duquel ils saisissent la tige qui les supporte (2).

Ainsi que je l'ai dit dans mon premier mémoire, le *Scalpel oblique* a une manière de vivre qui lui est propre; il se fixe particulièrement sur les tiges d'un polypier qui croît sur les valves de la grande coquille de *Saint-Jacques*, *Pecten Maximus* et est conséquemment toujours submergé, ce qui n'existe pas pour certaines autres espèces.

SACCULINA CARCINI (3).

Ce fut en 1865 que je découvris, par la similitude de certaines de leur transformations, la parenté qui existe entre ce crustacé et les autres *Cirrhipédiens*, dont je vais donner la description, ou plutôt la renouveler, car je l'ai déjà fait connaître à cette époque.

Voici ce que je disais alors et qui est encore exact aujourd'hui.

« La présence des embryons dont nous venons de parler, sur un *Sacculinien*, au milieu des œufs de celui-ci, dans un état d'incubation plus ou moins avancé, peut-elle nous autoriser à admettre que ceux-ci, comme les autres, appartiennent à ce parasite? nous le croyons. La suite prouvera si nous avons bien préjugé. Nous donnons, dans tous les cas, les circonstances dans lesquelles nous avons fait cette découverte, laissant, naturellement, à chacun, le droit d'en apprécier les probabilités. »

(1) Pl. 6, fig. 9.
(2) Pl. 6, fig. 10.
(3) Pl. 6, fig. 12 et 13.

Et, en effet, la suite a prouvé que j'avais raison et d'autres découvertes sont venues confirmer la solution de ce difficile problème. Il suffit, d'ailleurs, pour en être convaincu, de jeter un coup d'œil sur la planche I, figures 12 et 13, que je joins à l'appui de cet article et de consulter, en outre, pour les comparer, la planche XII, figures 8 et 9 de 1866, contenue dans les *Annales des sciences*, pages 321 et suivantes : en comparant toutes ces larves les unes aux autres, il me semble impossible de nier la parenté.

LERNÉE DU GADE PETIT.

Je ne pense pas qu'il soit difficile de constater l'origine *Cirrhipédienne* de la *Lernée du Gade petit*, si l'on consulte les planches que j'ai publiées dans les *Annales des sciences naturelles* (1) et le texte qui les accompagne, dans lequel il est dit, en parlant de la sixième phase que subit cette *Lernée :*

« Dans cette transformation l'embryon subit des métamorphoses tellement radicales et si complètes que nous eussions douté nous-mêmes, qu'elles pussent appartenir à la même espèce, si nous n'eussions pris les précautions les plus minutieuses pour éviter toutes les causes d'erreur. Son aspect est totalement changé; il me semblait être en présence d'une larve de *Cirrhipède.*

« Il a tout au plus 1 millimètre de longueur. »

Ainsi, comme on le voit, ce rapprochement avait déjà été fait, depuis longtemps, et ne saurait, je crois, être contesté.

Voir la nouvelle planche et toutes les figures qu'elle présente (2).

CONCLUSION.

D'après ce qui précède, je crois qu'il y a lieu de conclure :

1° Que par suite de la parité qui existe entre le *Scalpel oblique*

(1) *Annales des sciences naturelles*, 1870, n° 4, p. 13, pl. I, fig. 7.
(2) Pl. 7, fig. 1 à 9.

et la *Sacculina Carcini*, qui tous deux, dans une phase de leur transformation, habitent une coquille bivalve, il y a lieu de considérer ces faits comme étant la preuve suffisante de leur proche parenté.

2° Que les crustacés de la *Sacculina Carcini* et ceux de la *Lernée branchiale du Gade petit*, ainsi que ceux de l'*Anatife échancrée*, ayant, dans la série de leur métamorphose, adopté la forme d'un carapace, longue, déprimée, et ayant des rapports de conformation nombreux et évidents avec celles de *Peltocéphales* il y a lieu, également, de les considérer comme appartenant à cette catégorie.

LERNÉE BRANCHIALE DU CHABOISSEAU DE MER A LONGUES ÉPINES. COTTUS BUBALIS (*nobis*).

Mâle. — Inconnu.

Femelle (1). — Elle est de taille et de grosseur moyenne, moins grande que celle de la Lernée, de la Morue, mais un peu plus grande que celle du *Gade Petit*. Elle mesure de 12 à 15 millimètres de long.

Sa tête est allongée et très infléchie à son extrémité rostrale (2).

Elle porte, au sommet frontal, un très long et très grêle appendice radiciforme, qui est presque vertical, qui sert de tige et donne attache à un grand nombre de petites branches, lesquelles se bifurquent aussi, et, à raison de leur gracilité et de leur croisement, produisent un effet gracieux (3).

Le *cou* est de longueur ordinaire et légèrement courbé en dehors, du côté dorsal, et est suivi du *corps*, qui est aussi infléchi de ce côté et est suivi de l'*abdomen* qui, beaucoup moins gros, est terminé en une pointe arrondie à son extrémité.

Les *œufs* forment, comme d'habitude, deux groupes ren-

(1) Pl. 7, fig. 10.
(2) Pl. 7, fig. 11.
(3) Pl. 7, fig. 10.

fermés dans des tubes de grosseur moyenne et recourbés en dedans de manière à former des *anses*.

La couleur du corps est très éclatante, d'un rouge de sang caillé ; elle fait ressortir celle du vaisseau dorsal, qui est d'un jaune très vif et suit, dans son trajet, la courbure du corps, et est encadrée d'une ligne noire (1).

Dans cette espèce, comme dans ses congénères, la *tête* est protégée par une sécrétion d'une matière cornée, assez épaisse et d'une grande solidité, formant cuirasse, ou plutôt un *casque*, présentant, en avant, une ouverture par laquelle sort l'extrémité du rostre, et sur son sommet sert de base, très solide, à des expansions ramusculées qui s'enfoncent, comme des racines, dans les parties crochues des branchies (2).

La sécrétion de cette matière qui enveloppe aussi la base du cou est si abondante que, faute d'emploi, elle forme, souvent, des *tubérosités* ou des *expansions* dont j'ai figuré une dans le dessin de la tête que j'ai donné.

Je ne sais si cette *Lernée* est rare ; c'est la première fois qu'elle a été trouvée dans la bouche d'un poisson très connu sur nos côtes, mais aussi très redouté, à raison des nombreuses épines dont il est couvert et qui produisent des blessures très douloureuses et difficiles à guérir, ce qui lui a valu le nom de *Poisson du diable*.

Habitat. — Trouvé le 25 mai 1882 dans la bouche spacieuse du Chaboisseau de mer à longues épines : *Cottus Bubalis*.

(1) Pl. 7, fig. 10.
(2) Pl. 7, fig. 11.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE 6

Fig. 1. — Larve du *Scalpel oblique* vue en dessus, arrivée à sa troisième période de transformation et considérablement grossie, vue en dessous et au même grossissement.

Fig. 2. — La même, vue en dessous et au même grossissement.

Fig. 3. — La même, très grossie, vue de profil, dans sa quatrième période, renfermée dans sa coquille, dont une valve a été enlevée pour permettre de bien la voir dans cette position.

Fig. 4. — La même, au même grossissement, mais ayant les deux premières pattes sorties de la coquille ainsi que les propulsives qui sont derrière.

Fig. 5. — L'*œil* des mêmes, très amplifié et vu de face, avec l'indication, par une petite flèche, de son évolution sur place qui s'opère de gauche à droite.

Fig. 6. — Première patte du même très amplifiée, vue de profil, montrant sa force musculaire, et terminée par une petite articulation ayant la forme des *sabots* des *solipèdes* et accompagnée d'un petit appendice en forme d'*ergot*.

Fig. 7. — Patte *propulsive* ou *natatoire* de cette larve, avant qu'elle subisse une autre transformation, et devienne alors *préhensile* et se divise en beaucoup de petits articles qui lui facilitent le moyen de saisir les objets au passage en se refermant sur elle-même.

Fig. 8. — Pattes latérales doubles de la larve lorsqu'elle n'est encore qu'à sa troisième période de transformation; elle est remarquable par le grand nombre d'articles dont elle est formée et les piquants très forts et très aigus dont elle est hérissée.

Fig. 9. — Larve très grossie et parvenue à sa sixième période de transformation, et qui conserve encore son extrémité supérieure, à l'état rudimentaire et son teste *galéoïde*, et, à sa partie *inférieure*, par suite de la culbute qu'elle a faite, les deux pattes *antérieures* qui étaient alors les premières, et dont j'ai donné le dessin au n° 6. On voit aussi, tout à fait en haut et en travers, une portion considérable de la précédente enveloppe; enfin le corps déjà presque formé de l'adulte est revêtu, dans certains endroits, des pièces calcaires, qui sont déjà où elles doivent être placées.

Fig. 10. — *Scalpel oblique*, adulte et de grosseur naturelle, renfermé dans sa coquille et représenté fixé, suivant son habitude, dans sa position verticale sur la plante marine désignée sous le nom de *Antenaria indivisa*.

Fig. 11. — Larve de la *Sacculina Carcini*, renfermée dans une coquille *Cypridienne*, vue à un très faible grossissement.

Fig. 12. — La même, très grossie, arrivée à la métamorphose qui précède l'avant-dernière, vue en dessus.

Fig. 13. — La même, vue au même grossissement, mais représentée en dessous.
Fig. 14. — Première patte de ce crustacé très grossie, vue de profil.
Fig. 15. — Deuxième patte double du même et au même grossissement, armée de crochets très forts et barbelés.
Fig. 16. — Dernière patte double du même, au même grossissement, armée d'une sorte de trident.

PLANCHE 7

Fig. 1. — Larve de la *Lernée branchiale* du *Gade Petit*, très grossie, vue en dessus.
Fig. 2. — La même au même grossissement, vue en dessous.
Fig. 3. — La même très amplifiée et ayant atteint sa sixième transformation qui précède la dernière. Cette figure est la reproduction de celle que j'ai déjà donnée dans les *Annales des sciences naturelles* en 1870, p. 2 à 30, fig. 7, article n° 4.
Fig. 4. — Bouche très grossie, vue de face, de l'embryon de la même espèce.
Fig. 5 et 6. — Charpente cartilagineuse de celle-ci, vue de face et sous deux aspects différents.
Fig. 7. — Extrémité inférieure de l'abdomen du même, qui est environnée d'une bordure de pointes aiguës et recourbées en dedans.
Fig. 8. — Larve très jeune et très grossie à l'aspect vermiforme d'une *Lernée branchiale du Gade Petit*, représentée fixée à une arcade branchiale.
Fig. 9. — La même dans un état de transformation beaucoup plus avancé et ayant la tête de l'adulte presque formée.
Fig. 10. — *Lernée branchiale* très grossie du *Chaboisseau de mer à longues épines*, vue de profil.
Fig. 11. — La tête de la même, encore plus amplifiée, représentée de profil ayant sur le côté de la joue une petite protubérance en loupe.
Fig. 12. — Extrémité très grossie du rostre de ce crustacé, à l'état adulte, laissant apercevoir dans l'intérieur, des deux côtés, des griffes et au milieu l'orifice buccal.
Fig. 13. — Première patte très grossie et en forme de tenaille de la larve de la *Lernée branchiale du Gade Petit*.

NOTE SUR LA MÉGAPODE DE LA PÉROUSE

Par M. E. OUSTALET.

Les collections envoyées au Muséum en 1888 et 1889 par M. Alfred Marche, chargé d'une mission scientifique aux îles Mariannes, renferment une trentaine de Mégapodes appartenant à l'espèce que Leroy et Gaimard ont décrite et figurée sous le nom de *Megapodius La Pérousii*. Cette espèce, comme j'ai eu l'occasion de le dire dans ma *Monographie des Mégapodiidés* (*Ann. des Sc. nat.*, 1881, 6e série, t. XI, art. n° 2, p. 128 et *Bibl. des Hautes Études*, 1881, t. XXII, art. n° 1, p. 138) n'était représentée jusqu'à ces derniers temps dans les collections publiques que par la dépouille, conservée dans les galeries du Muséum d'histoire naturelle, d'un jeune individu tué par M. Bérard sur l'île de Tinian (Mariannes) au mois de décembre 1820. Désormais, grâce à M. Marche, nous connaissons les adultes de cette forme qui ne se place pas seulement à côté du *Megapodius senex* (Rartl.) des îles Peleu ou Palaos comme je le supposais, mais qui doit probablement être identifié à cette dernière espèce. Les Mégapodes de La Pérouse adultes, mâles et femelles, offrent en effet à peu près les mêmes dimensions que les *Megapodius senex*, la longueur totale étant de $0^m,250$ à $0^m,260$ en moyenne, la longueur de l'aile de $0^m,169$ à $0^m,189$, celle de la queue de $0^m,070$ à $0^m,075$, celle du tarse $0^m,052$, celle du doigt médian $0^m,033$ à $0^m,038$. Ils portent aussi les mêmes livrées, d'un brun noirâtre, avec quelques reflets olivâtres sur les ailes, un camail d'un gris schisteux mal défini, et une calotte grisâtre. Le manteau paraît être d'une nuance un peu plus sombre et la calotte d'un gris cendré un peu moins clair que chez les *Megapodius senex* acquis en 1875 par le Musée de Paris, mais ces légères différences n'ont évidemment pas une valeur spécifique et pourraient tout au plus servir à caractériser deux races locales. Sur quelques spécimens on voit nettement que la peau de la gorge était d'un rouge vif et que les pattes et une partie du cou avaient chez l'oiseau vivant une couleur rouge ou orangée.

La plupart des exemplaires que j'ai sous les yeux viennent de l'île Saypan ou Seypan, voisine de Tinian, quelques-uns seulement ont été tués sur l'île Pagon.

Je n'ai pas besoin d'insister sur l'intérêt que présente la découverte d'une même espèce de Mégapodes dans les deux archipels des Palaos et des Mariannes. La présence de ces Gallinacés semble démontrer que ces îles formaient jadis, avec les Carolines occidentales, partie d'un seul et même continent.

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR LE

SYSTÈME ARTÉRIEL

DES CRUSTACÉS DÉCAPODES

Par M. E.-L. BOUVIER.

INTRODUCTION.

Je tiens à indiquer ici la raison d'être de cette étude afin de ne pas être taxé de témérité par ceux qui connaissent les travaux publiés sur le même sujet et notamment le magnifique mémoire d'Audouin et Milne-Edwards. J'ai cherché à connaître les modifications progressives du système artériel dans l'ensemble du groupe afin de dégager les principes généraux qui les expliquent ou qui en découlent et de mettre en évidence les transformations anatomiques provoquées par l'adaptation. Je voulais ainsi trouver le trait d'union qui, au point de vue du système artériel, rattache les Décapodes aux autres Crustacés; le problème était d'autant plus délicat qu'il pouvait ne pas comporter de solution précise; on verra néanmoins, par la suite, qu'il méritait d'être posé et soumis à l'étude (1).

(1) Claus écrivait en 1884 : « Maintenant que nos connaissances sur la circulation des Edriophthalmes ont reçu un puissant développement sous l'influence des minutieuses recherches récentes, il serait grand temps de retourner aux Podophthalmes, en partie pour combler les lacunes, en partie pour comparer et accorder les notions nouvellement acquises sur les groupes inférieurs et les données précises que nous possédons sur les Malacostracés supérieurs. » *Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden.* Arbeit. aus dem zool. Institut in Wien, 1884, t.V, p. 1.

Ce travail est composé de glanures qui ont échappé par mégarde à de nombreux et sagaces observateurs; toutes n'ont pas le même intérêt, mais beaucoup se rapportent à des faits complètement nouveaux et quelques-unes ont très réellement une assez grande importance. Du reste, les observations réunies dans ces pages sont loin d'épuiser la question, et je me réserve de les compléter prochainement dans un travail pour lequel j'ai amassé déjà d'assez nombreux matériaux.

L'étude du système artériel des Crustacés décapodes présente une difficulté matérielle qui conduit fatalement à des travaux incomplets. Pour injecter les Crustacés, il faut avoir des animaux vivants, sinon l'injection ne passe pas, arrêtée qu'elle est par le coagulum épais que forme le sang immédiatement après la mort. Les animaux conservés dans l'alcool ne peuvent par conséquent donner que des renseignements peu précis, toujours insuffisants, et comme un très grand nombre de Crustacés très intéressants n'habitent pas nos côtes, on se trouve en présence de hiatus qu'on ne saurait combler avec la meilleure volonté du monde. Souvent même les animaux de nos côtes ne peuvent arriver à Paris vivants qu'avec de grandes difficultés et seulement en hiver; j'ai reçu de Marseille des Galathées nombreuses et de très belle taille, mais il était toujours impossible de les injecter au moment où je les avais à ma disposition.

J'ai eu recours aux divers procédés d'injection usités jusqu'ici; le chromate de plomb, le bleu soluble et la gélatine ont été tour à tour employés suivant la taille des individus et suivant le point précis sur lequel je voulais diriger mes recherches. Les injections au bleu soluble n'ont d'utilité que pour l'étude des vaisseaux très fins; dans les gros vaisseaux la masse s'échappe à la moindre perforation et colore vivement en bleu les tissus environnants. Les masses au chromate de plomb présentent le même défaut, mais très sensiblement atténué; elles ont d'ailleurs l'avantage de trancher sur les tissus et de pénétrer moins facilement dans les lacu-

nes. Les masses à la gélatine sont toujours excellentes et ce sont bien certainement les meilleures de toutes quand on étudie des vaisseaux d'un certain calibre.

Je dois dire toutefois que j'ai employé surtout les masses au chromate de plomb; on les prépare très commodément et l'on peut toujours avoir, pour peu qu'on s'en donne la peine, une injection fraîche et complètement dépourvue de grumeaux. M. Delage s'est servi de cette masse pour étudier le système artériel des Edriophthalmes et j'ai trouvé comme lui qu'elle peut pénétrer jusque dans les plus fines artérioles. Il est bon de veiller aux dissolutions filtrées d'acétate de plomb et de bichromate de potasse qu'on emploie pour préparer la masse. Durant l'hiver de 1887-88 il m'arriva fréquemment de ne pas réussir du tout des injections pour lesquelles je croyais avoir pris toutes les précautions nécessaires. Voici quelle était la cause de ces échecs successifs : j'employais des solutions saturées et filtrées de bichromate et d'acétate, pendant la nuit ces solutions formaient dans leur intérieur des aiguilles cristallines souvent imperceptibles qui persistaient plus ou moins longtemps pendant le jour et perforaient les vaisseaux dès que la masse y était lancée. Il sera bon par conséquent, en hiver surtout, d'employer des solutions un peu au-dessous de la saturation et, dans tous les cas, si l'on emploie des solutions saturées, on devra d'abord les chauffer légèrement pour peu qu'il fasse froid dans le laboratoire.

Les Crustacés soumis à l'étude appartiennent aux espèces suivantes (1) :

1° *Macroures :* Crangon commun ou Crevette grise (*Crangon vulgaris*, Fabr.); Palémon squille ou Crevette rose (*Palæmon squilla*, Fabr.); Néphrops norwégien (*Nephrops Norwegicus,* Linn.); Ecrevisse commune (*Astacus fluviatilis*, Rond.); Homard commun (*Homarus vulgaris*, Milne-Ed.);

(1) Pour ne pas multiplier outre mesure les chapitres de cette étude, nous avons rangé une partie des Anomoures dans les Macroures (Pagures), l'autre dans les Brachyures (Porcellanes).

Langouste commune (*Palinurus vulgaris,* Latr.); Scyllare ours (*Scyllarus arctus,* Fabr.); Bernard-l'Ermite (*Pagurus Bernardus*, Fabr.).

2° *Brachyures :* Porcellane à pinces plates (*Porcellana platycheles,* Penn.); Atélécycle ensanglanté (*Atelecyclus cruentatus*, Desm.); Coryste denté (*Corystes dentatus,* Latr.); Grapse varié (*Grapsus varius*, Latr.); Thelphuse des rivières (*Thelphusa fluviatilis,* Belon); Portune étrille (*Portunus puber*, Linn.); Crabe enragé (*Carcinus mœnas*, Baster.); Platycarcin pagure ou Tourteau (*Platycarcinus pagurus*, Linn.); Xanthe rivuleux (*Xantho rivulosus,* Risso); Eriphie front épineux (*Eriphia spinifrons,* Herb.); Pise de Gibbs (*Pisa Gibbsii*, Leach.); Inachus scorpion (*Inachus scorpio*, Fabr.); Sténorhynque faucheur (*Stenorhynchus phalangium*, Penn.); Maïa squinade (*Maïa squinado*, Rond.).

Ces animaux ont été achetés en petit nombre sur le marché de Paris; la plupart proviennent d'Arcachon d'où ils m'étaient envoyés par M. Durègne, les autres viennent de Marseille et quelques-uns ont été recueillis au laboratoire maritime de Saint-Vaast-la-Hougue. Tous mes remerciements à M. Durègne et à la Société zoologique d'Arcachon, à MM. Marion et Vayssière de la Faculté des sciences de Marseille, ainsi qu'à mon excellent ami, M. Malard, sous-directeur du laboratoire de Saint-Vaast. Je remercie également MM. les professeurs Perrier et Milne-Edwards; j'ai fait surtout ce travail dans le laboratoire du premier, mais j'ai puisé mille renseignements dans la bibliothèque du second et j'ai profité des dessins originaux, publiés ou inédits, de son illustre père.

Avant d'indiquer les lignes principales de ce travail, il sera bon de donner un aperçu général sur le système artériel des Crustacés décapodes. Du cœur partent deux groupes d'artères les unes antérieures et les autres postérieures; les artères antérieures sont au nombre de cinq deux paires d'artères et une artère impaire. Cette dernière est connue sous le nom d'*artère ophthalmique*, elle naît du milieu du

bord antérieur du cœur; immédiatement sur ses côtés se voient les origines des deux *artères antennaires* et enfin, sur la face ventrale du cœur, mais au voisinage de son extrémité antérieure, se trouvent les deux *artères hépatiques*. Sur le bord postérieur du cœur, on voit deux artères dont l'une plonge plus ou moins verticalement du côté ventral et reçoit le nom d'*artère sternale*, tandis que l'autre se dirige en arrière sur la face dorsale de l'abdomen et joue le rôle d'*artère abdominale supérieure*. L'artère sternale se bifurque quand elle est arrivée sur le côté ventral de la chaîne nerveuse ganglionnaire, dans la région du thorax; les deux branches de sa bifurcation suivent la ligne médiane ventrale en sens opposé; la portion thoracique (*artère maxillo-pédieuse*) se dirige en avant et se bifurque au niveau de l'œsophage pour se terminer dans les appendices buccaux; quant à la branche abdominale elle se rend en arrière, suit la face ventrale de l'abdomen et reçoit pour cette raison le nom d'*artère abdominale inférieure*. Nous verrons plus loin quelles relations peuvent s'établir entre ces différents troncs vasculaires.

Ce mémoire sera divisé en trois chapitres; dans le premier nous étudierons la *partie antérieure* du système artériel (artères ophthalmiques, antennaires et hépatiques); dans le second la *partie postérieure* (artères abdominales et artère sternale) et le *cœur;* enfin dans le troisième nous comparerons les Crustacés décapodes à leurs larves et aux autres Crustacés pour tirer de ces comparaisons les conséquences qui en découlent directement.

§ I. — Partie antérieure du système.

Nous étudierons successivement dans ce chapitre l'artère ophthalmique, les artères antennaires et les artères hépatiques.

Artère ophthalmique (*o*). — L'artère ophthalmique a son origine sur la ligne médiane, au bord antérieur du cœur; elle se dirige en avant sans dévier ni à droite, ni à gauche et

sans cesser d'être superficielle ; elle passe au-dessus du cerveau auquel elle envoie au moins une branche descendante qui plonge dans son milieu, puis elle se bifurque et les deux branches de la bifurcation se rendent chacune à l'œil du côté correspondant.

Le plus souvent, sinon toujours, on aperçoit une dilatation sur l'artère entre le cerveau et le bord antérieur de l'estomac. Cette dilatation n'est pas toujours également développée même dans les différents individus de la même espèce et les variations qu'on observe à ce sujet doivent être attribuées, très probablement, à la quantité de masse injectée qui a été poussée dans les vaisseaux. Autant il est facile d'isoler l'artère ophthalmique dans sa partie comprise entre le cœur et le bord antérieur de l'estomac, autant il est difficile d'isoler la dilatation sans la léser ; en fait il y a une adhérence intime entre ses parois et les muscles stomacaux antérieurs et cette adhérence donne à la dilatation l'apparence d'un sinus plutôt que d'un canal parfaitement limité ; ordinairement on en voit partir un cœcum qui se termine sur la paroi stomacale. La dilatation est plus sensible chez les Macroures que chez les Brachyures ; on l'aperçoit très nettement dans l'Écrevisse (Pl. VIII, fig. 1 *t*; Pl. IX, fig. 11), le Palémon, le Homard, la Langouste, et beaucoup moins bien dans le Pagure, dans les Porcellanes, le Tourteau (Pl. XI, fig. 31) et le Maïa, elle est assez nette dans les Portunes, mais c'est à peine si elle apparaît dans les Corystes, et je n'ai jamais pu la mettre en évidence chez les Inachus. Chez les Pagures l'artère forme un renflement piriforme à sa sortie du cœur (Pl. XI, fig. 26).

L'artère ophthalmique est ordinairement beaucoup plus développée chez les Brachyures que chez les Macroures et ces différences dans le volume de l'artère correspondent à des différences dans son champ de distribution. Chez les Brachyures, en effet, l'artère ophthalmique, dans sa portion comprise entre le cœur et la dilatation pré-stomacale, *émet toujours un certain nombre de branches* qui prennent parfois

une assez grande importance. Dans le Tourteau par exemple, on voit en moyenne (Pl. XI, fig. 31), dans cette région, six paires de petites branches qui se ramifient dans la membrane tégumentaire dorsale et, au niveau de la dilatation, une autre branche beaucoup plus puissante (*k*) qui se distribue dans les muscles antérieurs de l'estomac. Dans l'Inachus scorpion ces branches sont au moins aussi importantes et on en voit deux assez fortes se rendre dans les mêmes muscles; il en est de même dans le Maïa, dans le Sténorhynque et à un moindre degré peut-être dans les Corystes, les Grapses, le Crabe enragé et les Porcellanes. Dans le Portune étrille les branches sont nombreuses mais courtes, fines et peu ou pas ramifiées. Nous devons ajouter en outre que chez les Brachyures un ou deux rameaux se détachent de l'artère ophthalmique avant sa bifurcation et irriguent la partie médiane du front (Pl. IX, fig. 1 0

Chez les Macroures, comme je l'ai fait observer plus haut, l'artère ophthalmique a un moindre développement, sauf toutefois chez les Langoustes, les Scyllares et les Néphrops. Il ne m'a pas été possible d'étudier assez complètement ces deux derniers genres pour savoir si l'artère ophthalmique se ramifie avant d'atteindre la dilatation, mais j'ai parfaitement observé, dans la Langouste, une assez grosse branche qui en part et se ramifie au-dessus de l'estomac. D'ailleurs le front, représenté ici par un rostre, n'est pas irrigué par l'artère ophthalmique, mais par les artères antennaires.

L'artère ophthalmique de l'Ecrevisse a été signalée pour la première fois par Thomas Willis (1) qui la désigne sous le nom d'artère carotide (*arteria carotis*) et figure une sorte de dilatation en arrière du cerveau. Elle ne paraît pas avoir été aperçue par Swammerdam (2) dans le Pagure, où elle est

(1) Thomas Willis, *De anima brutorum quæ Hominis vitalis ac sensitiva est, exercitationes duæ*, Londres, 1672.

(2) Jean Swammerdam, *Histoire naturelle des Insectes*, traduite du *Biblia naturæ*. Collection académique, partie étrangère, t. V, p. 122.

pourtant très visible même sans injection; Rœsel (1) la signale de nouveau dans l'Écrevisse, Herbst (2) la décrit à peu près exactement dans les Crabes et tous les auteurs plus rapprochés de nous la mentionnent à leur tour sans toutefois l'étudier en détail. Bojanus (3) la figure dans l'Ecrevisse, avec deux branches latérales aussi grosses qu'elle, ce qui provient très certainement d'une erreur. La description la plus complète de l'artère ophthalmique des Crustacés décapodes est due à H. Milne-Edwards (4). Cette artère, dit-il, « passe au-dessus de l'estomac, aux parois duquel elle fournit quelques branches, gagne la région frontale de la tête, et y envoie une branche impaire, puis donne naissance à une paire de vaisseaux qui sont les artères ophthalmiques proprement dites, et qui pénètrent dans les pédoncules oculaires pour se distribuer aux différentes parties de l'appareil de la vision. L'artère se recourbe ensuite en bas, devient récurrente, fournit des ramuscules au cerveau et va se terminer au devant de l'œsophage, près de la lèvre supérieure. » Cette description convient bien aux Crabes, mais beaucoup moins aux Macroures; je dois faire observer en outre que le prolongement œsophagien de l'artère ophthalmique m'a toujours échappé, mais on verra plus loin qu'un prolongement analogue, sinon identique, est formé par les artères antennaires. Il n'est fait mention nulle part de la dilatation dont j'ai parlé plus haut et dont je signalerai plus loin l'importance.

Artères antennaires (*a*). — Les artères antennaires ont leur origine sur le bord antérieur du cœur, immédiatement sur les côtés de l'artère ophthalmique. Elles sont d'abord superficielles comme cette dernière et peuvent même s'apercevoir

(1) Rœsel, *Der monatlich herausgegeben Insecten Belustigung*, Nürnberg, 1755, Dritter Theil.

(2) Herbst, *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse*, Berlin und Stralsund, 1790.

(3) Bojanus, *Zweifel über das Gefässsystem des Krebsen*. Isis, 1882, t. X-XI.

(4) Milne-Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*, t. III, 1858.

sans dissection ; on les voit diverger (Pl. VIII, fig. 1) et passer au-dessus de l'extrémité antérieure des glandes génitales (O), elles plongent ensuite dans le foie (F) sur les côtés de l'estomac (E), atteignent la carapace un peu en arrière des antennes et envoient leurs derniers prolongements dans la lèvre inférieure. Chemin faisant elles irriguent les glandes génitales, la membrane qui tapisse la carapace, les parois de l'estomac et les muscles de l'estomac (A et P), le grand muscle mandibulaire (L), une partie de la glande verte (Pl. VIII, fig. 2), les deux paires d'antennes, *le front ou le rostre et toujours les yeux*.

Les artères antennaires donnent naissance à plusieurs branches stomacales toujours importantes. C'est de la branche stomacale antérieure (Pl. VIII, fig. 1, *l*) que naissent, une de chaque côté, les artérioles du front ou du rostre (*r*). Dans les Brachyures, ces artérioles irriguent seulement les parties latérales du front, sa région centrale étant toujours desservie par un prolongement de l'artère ophthalmique (Pl. IX, fig. 10). Chez les Macroures, au contraire, l'artère ophthalmique ne joue aucun rôle dans l'irrigation du rostre et ce sont les deux artérioles dont nous venons de parler qui s'y rendent seules; dans l'Écrevisse, dans le Homard, dans la Langouste et probablement chez tous les Macroures qui ont un rostre bien développé, les deux artérioles s'anastomosent dans le rostre et envoient un rameau impair à son extrémité (Pl. VIII, fig. 1).

Quand les yeux sont médiocrement développés, la branche oculaire (Pl. VIII, fig. 1, *k*; Pl. IX, fig. 10, *u'*) de l'artère antennaire est à peu près aussi développée que celle issue de l'artère ophthalmique, et dans certains cas même (Crabe enragé, Maïa squinade) peut être plus développée. Quand l'œil, par contre, prend un grand développement, comme dans les Pagures et surtout dans les Néphrops, c'est le contraire qui se produit et l'on voit la branche ophthalmique prédominer beaucoup sur l'artère antennaire. Dans l'Inachus scorpion, l'œil ne reçoit qu'une seule branche artérielle, mais il

n'en est pas moins irrigué par l'artère antennaire et par l'artère ophthalmique. On voit en effet (Pl. IX, fig. 16) les deux branches issues de la bifurcation de cette dernière (*o*) se confondre à plein canal avec les extrémités des artères antennaires (*a*) et le rameau destiné à l'œil se détacher du point où s'établit l'anastomose; il y a par conséquent une irrigation mixte provenant du mélange du sang des deux artères.

Après avoir irrigué les antennes et les yeux, les artères antennaires très réduites se prolongent du côté interne et, *sur la ligne médiane en avant du cerveau, anastomosent parfois leurs extrémités*. C'est là du moins ce que j'ai pu observer constamment chez l'Écrevisse et plus nettement encore dans le Scyllare ours où le prolongement artériel est sensiblement plus développé. Dans l'Écrevisse on observe (1) une disposition des plus intéressantes (Pl. VIII. fig. 2); du point où se réunissent les extrémités des deux artères antennaires, on voit partir un prolongement impair (*r*) qui se dédouble parfois et aboutit en arrière sur la paroi antérieure de l'œsophage (Œ); là il se bifurque et se met directement en relation avec les rameaux œsophagiens qui proviennent de la bifurcation antérieure de l'artère maxillo-pédieuse. Par ce procédé, *il se forme une sorte de collier vasculaire périœsophagien*, morphologiquement et fonctionnellement semblable au collier du même nom que Delage a signalé chez les Edriophthalmes (2), mais beaucoup moins important au point de vue physiologique puisqu'il a de bien moindres dimensions. On verra en effet que les rameaux œsophagiens, issus des deux branches de la bifurcation antérieure de l'artère maxillo-pédieuse, se ramifient abondamment et forment une espèce de réseau sur les parois de l'œsophage; c'est par l'intermédiaire des grosses artérioles de ce réseau que s'effectue la communication entre le système dorsal et le système ventral; dans certains cas, qui pourraient être attribués, il est

(1) E.-L. Bouvier, Sur la circulation de l'écrevisse (*Bulletin de la société scientifique du Nord et de la Belgique*, 1888).

(2) Delage, Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des crustacés édriophthalmes marins (*Arch. zool. exp.*, 1881, t. IX).

vrai, à des injections incomplètement réussies, le tronc récurrent formé par la réunion des artères antennaires communique seulement avec une des branches de la bifurcation de l'artère maxillo-pédieuse.

Il est probable que cette disposition importante doit se rencontrer chez les Macroures et peut-être chez quelques Brachyures sinon chez tous; malheureusement, il n'est pas facile de la mettre en évidence, soit parce que les injections ne sont pas toujours assez bien réussies, soit parce que les individus soumis à la dissection ne sont pas assez nombreux. C'est une étude à reprendre et je me borne pour le moment à consigner ici les résultats que j'ai obtenus en dirigeant mes recherches dans cette voie :

« 1° Chez les Crabes (Étrille, Tourteau, etc.), je n'ai pu constater de relation en avant entre le système dorsal et le système ventral, et ceci n'a rien de surprenant si l'on admet que le collier vasculaire de l'Écrevisse résulte d'une réduction du collier vasculaire des Edriophthalmes. Tout le monde s'accorde en effet à reconnaître dans les Brachyures des Crustacés décapodes plus différenciés que les Macroures dont ils dérivent certainement ;

2° Chez les Scyllares et, autant que j'ai pu en juger, chez les Langoustes, les artères antennaires, à peu près à mi-chemin entre leur origine dans le cœur et la base des antennes externes, émettent sur le bord inférieur un rameau qui se dirige du côté externe, irrigue le muscle mandibulaire, le contourne, envoie des artérioles au connectif cérébroïde et aux muscles situés au-dessus du labre, puis se termine sur la face inférieure de l'œsophage en se mettant en relation avec son congénère du côté opposé. Malheureusement, je n'ai pas eu beaucoup d'animaux de ces deux genres à ma disposition, mais je ne doute pas qu'on arrive à trouver des relations entre les ramifications de cette anastomose œsophagienne et les artérioles œsophagiennes issues de l'extrémité antérieure de l'artère maxillo-pédieuse » (1).

(1) E.-L. Bouvier, *Sur l'appareil circulatoire des Maïa, Grapsus, Steno-*

Ajoutons pour terminer que des rameaux terminaux des artères antennaires se rendent au cerveau et à ses connectifs ; dans l'Écrevisse, notamment, on voit partir du tronc récurrent issu de la réunion des artères antennaires, une branche ascendante qui se rend au cerveau et paraît marcher à la rencontre de la branche descendante issue de l'artère ophthalmique. Le même tronc récurrent envoie en outre des rameaux aux connectifs qui rattachent le cerveau au ganglion sous-œsophagien.

Il est facile de trouver les homologies des artères ophthalmiques et antennaires des Crustacés décapodes ; ces trois artères correspondent exactement au tronc impair qui a été désigné par Milne-Edwards dans la Squille (1), et, par M. Delage, chez les Mysis (2) et chez les Edriophthalmes sous le nom d'artère céphalique. Les troncs vasculaires, qui sont espacés chez les Crustacés décapodes, sont réunis et confondus en un seul tronc chez les Édriophthalmes, les Schizopodes et les Stomatopodes. D'ailleurs, chez les Édriophthalmes, le tronc commun se met en relation directe, par un collier vasculaire péri-œsophagien, avec le vaisseau ventral, tandis qu'il se termine dans la tête chez les Mysis et chez les Squilles. Les homologies se poursuivent jusque dans les détails et l'on doit considérer comme des formations de même nature la dilatation que Delage a signalée sur l'artère céphalique des Amphipodes et des Schizopodes et celle dont j'ai parlé plus haut en traitant de l'artère ophthalmique des Décapodes. En ce qui concerne la dilatation de l'artère ophthalmique, il ne sera pas inutile de parler de la dilatation correspondante figurée par Delage chez les Schizopodes sur le trajet de l'artère céphalique de ces animaux. « Au niveau du bord inférieur de l'estomac, dit-il en parlant de cette dernière, elle subit un léger enfoncement, et là, de chaque côté,

rhynchus, *Pagurus*, etc. (Bulletin de la société philomatique de Paris, 7e série, t. XII, n° 2).

(1) Milne-Edwards, *Histoire naturelle des crustacés*, t. I et pl. IX.

(2) Yves Delage, *Circulation et respiration chez les Crustacés Schizopodes* (Arch. zool. exp., 2e série, t. I, 1883).

elle émet une sorte de grosse branche qui, immédiatement, se termine en cul-de-sac en s'appliquant exactement sur la paroi stomacale. L'observation par transparence montre parfaitement l'origine de ces deux troncs, mais jamais, même sur les individus les plus propices, je n'ai réussi à voir un globule s'y engager. L'injection donne des résultats plus nets encore..... toujours ils se présentaient sous l'aspect d'un tronc gros et court, n'émettant aucune branche, mal limité à sa terminaison..... Il faut opter entre trois hypothèses : ou bien ce tronc s'ouvre dans les voies veineuses, ou bien il se résout en artérioles extrêmement fines, ou bien il se résout en cul-de-sac. » Les deux premières hypothèses étant inadmissibles, puisque les injections les plus fines ne dépassent pas le cul-de-sac, il ne reste que « la troisième qui consiste à admettre sur un point de l'aorte une sorte d'anévrisme. » On pourrait appliquer presque mot à mot la description précédente aux Crustacés décapodes; comme M. Delage, je n'ai jamais pu faire passer une goutte d'injection en dehors du renflement, malgré son apparence de cœcum, mais je dois ajouter que le plus souvent ce n'est pas deux troncs, mais un seul tronc en cul-de-sac, qui va s'appliquer contre l'estomac.

Il existe toutefois une différence essentielle entre les Schizopodes et les Décapodes au point de vue des relations des artères antérieures avec le système. Chez les Mysis (1), l'artère céphalique traverse le collier nerveux œsophagien en arrière du cerveau, tandis que chez les Décapodes le point d'anastomose des artères antennaires se trouve en avant du cerveau, l'artère ophthalmique passant d'ailleurs au-dessus de ce dernier organe. D'après Delage, l'artère céphalique des Isopodes présente les mêmes relations que celle des Mysis, mais l'auteur fait observer en outre que chez les Amphipodes et chez les Lœmodipodes cette artère se divise verticalement en deux branches qui entourent le cerveau, disposition qui

(1) Yves Delage, *loc. cit.*, p. 111.

paraît être intermédiaire entre celle des Isopodes et celle des Décapodes.

Depuis Thomas Willis, tous les auteurs qui ont étudié les Décapodes ont signalé les artères antennaires, mais un seul s'est rendu compte des rapports étroits qu'elles présentent avec les yeux et le rostre. Krohn (1) dit en effet, en parlant de l'Écrevisse : « J'ai vu également que l'œil n'est pas seulement desservi par l'artère ophthalmique, mais aussi par une branche spéciale de l'artère antennaire, que cette dernière, à la base du rostre médian, se confond avec l'artère de même nom du côté opposé et que du point d'anastomose une artériole médiane se dirige jusqu'à la pointe. » Cette observation date de 1834 ; tous les savants qui ont étudié l'Écrevisse ou les autres Crustacés décapodes l'ignoraient absolument puisqu'il n'en est fait nulle mention dans leurs travaux; je dois ajouter que je l'ignorais moi-même au moment où je fis mes premières recherches sur l'appareil circulatoire de l'Écrevisse.

Artères hépatiques (*h*). — Les artères hépatiques ont été étudiées avec suffisamment de détails par Audouin et Milne-Edwards (2) dans le Maïa, le Tourteau et le Homard. Dans tous les cas, ces artères ont leur origine sur la face inférieure du cœur un peu en arrière des artères antennaires; elles se dirigent obliquement en avant et en dessous dans la substance du foie, puis envoient chacune un gros tronc en avant et en arrière. Dans le Maïa, Milne-Edwards a montré que les artères se confondent sur la ligne médiane et envoient deux troncs en avant et trois en arrière. Un certain nombre d'auteurs et notamment Villis et Rœsel, ne signalent pas les artères hépatiques dans l'Écrevisse, ce qui tient sans doute à la situation profonde de ces vaisseaux.

Swammerdam (3) a représenté, dans une figure, les artères

(1) A. Krohn, *Ueber das Gefässsystem der Flusskrebses*, Isis, t. XXVII, 1834.

(2) Audouin et Milne-Edwards, *Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation des Crustacés*, p. 364 et 367.

(3) Jean Swammerdam, *loc. cit.*, pl. VIII, fig. 6.

hépatiques du Bernard-l'Ermite sans toutefois indiquer leur parcours ni signaler leur distribution. Cette omission n'a rien d'étonnant si l'on se reporte à l'époque éloignée où écrivit Swammerdam, mais il est assez étonnant qu'elle n'ait pas été relevée par les observateurs plus récents. On sait en effet que le foie du Bernard-l'Ermite prend un développement énorme et qu'il est refoulé presque tout entier dans la région abdominale dont il occupe la plus grande partie. Cette disposition étant connue, on doit se demander si les artères hépatiques accompagneront le foie dans sa marche récurrente et se prolongeront jusque dans l'abdomen; or il n'en est rien, les artères hépatiques (Pl. X, fig. 25 ; pl. XI, fig. 26) restent à leur place normale et continuent à se diriger en dessous et en avant; c'est à peine si quelques-unes de leurs premières artérioles se rendent aux premiers canalicules biliaires, toutes leurs ramifications importantes se distribuent dans la région gastrique. On verra plus loin quelles sont les artères qui envoient leurs rameaux dans le foie.

Cette observation, curieuse en elle-même, dépasse la portée d'un fait de détail. Les vaisseaux persistant dans leur position normale quand se déplacent les organes qu'ils devraient irriguer, on peut conclure qu'il y a *indépendance absolue entre les artères et les organes qu'elles desservent normalement*, ce qui permet de supposer que les glandes telles que le foie se forment avant les vaisseaux puisqu'elles ont pu se déplacer et se localiser dans l'abdomen sans entraîner ceux-ci avec elles. Ces réflexions, bien entendu, s'appliquent aux Crustacés décapodes; des observations de même nature pourront seules montrer si elles ont la même valeur pour les autres animaux.

Ces considérations ne seront pas inutiles pour interpréter les homologies des artères hépatiques; on devra se rappeler, en effet, que tout vaisseau qui irrigue le foie n'est pas nécessairement l'homologue des artères hépatiques des Crustacés décapodes normaux. C'est ainsi que, chez les Squilles, les nombreux vaisseaux qui naissent sur les côtés du vaisseau

dorsal se rendent à la fois aux membres et aux tubes hépatiques et ce serait une singulière erreur de les considérer comme ayant une analogie quelconque avec les artères hépatiques des Décapodes En fait, chez les Squilles, il est très difficile de trouver les homologues des artères hépatiques, mais si l'on tient compte de leur position en avant du cœur on devra considérer comme telles les deux vaisseaux désignés par Claus (1) sous le nom d'artères latérales antérieures et considérées à tort, par Milne-Edwards comme des artères antennaires (2). Je sais bien qu'on pourrait objecter que ces artères latérales n'irriguent nullement le foie, mais je répéterai que ce n'est pas la fonction qui peut servir de base aux homologies et je rappellerai encore l'anomalie apparente offerte par le Bernard-l'Ermite.

Chez les Mysis, il y a à la fois homologie physiologique et morphologique puisqu'on trouve deux artères hépatiques (3) sur le bord antérieur du cœur ; on doit croire toutefois que la concentration des vaisseaux n'est pas complètement achevée chez les Schizopodes, car Claus (4) signale dans les Sirielles trois troncs hépatiques impairs situés en arrière de la paire hépatique normale et il ajoute que « le grand nombre des vaisseaux hépatiques chez les Mysidés rappelle les deux ou trois paires de vaisseaux qui partent du cœur des Hypéridés (*Oxycephalus*) et qui se répandent sur les tubes hépatiques » ; il est naturel, ajoute-t-il, de considérer les vaisseaux impairs des Sirielles comme le résultat de la fusion de vaisseaux pairs sur la ligne médiane. » M. Delage ne mentionne pas, dans les Mysis, les troncs impairs signalés par Claus, mais il fait mention de deux paires de vaisseaux dont il n'a pu exactement indiquer la distribution.

Les artères hépatiques des Edriophthalmes ont été bien

(1) Claus, *Die Kreislaufsorgane und Blutbewegung der Stomatopoden* (Arbeit. aus dem zool. Inst. Wien., t. V, 1884, p. 8).

(2) Milne-Edwards, *loc. cit.*, p. 377.

(3) Delage, *loc. cit.*, p. 112.

(4) Claus, *Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden* (Arbeit. aus dem zool. Inst. Wien., t. V, 1886, p. 10).

décrites par Delage chez les Isopodes; elles sont formées à droite comme à gauche par un rameau qui se détache des artères latérales antérieures entre les deuxième et troisième artères thoraciques. Ce rameau peut être considéré comme une artère hépatique normale mais non différenciée dès son origine.

§ II. — Le cœur et ses vaisseaux postérieurs.

Le cœur (C). — Je n'ai nullement l'intention de refaire une étude complète du cœur; le sujet a été traité depuis longtemps et il ne me reste qu'à étudier les détails qui n'ont pas attiré suffisamment l'attention de mes prédécesseurs. Je rappellerai néanmoins que cet organe a une forme nettement quadrangulaire, qu'il se prolonge en arrière dans une espèce de dilatation (bulbe de certains auteurs) chez les Macroures, enfin qu'il communique avec la cavité péricardique par six boutonnières paires dont deux (Macroures) et quelquefois quatre (Brachyures) sont franchement dorsales.

Tous les vaisseaux qui naissent directement du cœur sont munis, à leur origine, de deux paires de valvules demi-circulaires, une dorsale et une ventrale. Ces valvules ne sont pas toujours faciles à mettre en évidence et l'on fera bien de s'adresser à un animal de grosse taille, un Maïa, un Tourteau, un Homard ou une Langouste; dans tous les cas, quel que soit l'animal choisi comme sujet d'étude, il faudra toujours commencer par l'étude des valvules de l'artère sternale parce qu'elles sont de beaucoup les plus grandes et ressemblent absolument à celles des autres artères.

Dans la Langouste (Pl. X, fig. 21), parmi les Macroures, un seul tronc naît de l'extrémité postérieure du cœur; il est très gros à son origine et séparé de la cavité de ce dernier par deux valvules (v, v') qui présentent des relations toutes particulières. Elles sont semi-lunaires comme celles qu'on observe chez la plupart des Décapodes, et on les voit se rencontrer à droite et à gauche suivant une ligne qui indique

leur point d'attache latéral aux parois de l'artère. D'ailleurs leur attache basilaire se fait directement à la sortie du cœur de sorte que leur bord libre est situé en arrière de cette attache. Entre le repli valvulaire et les parois de l'artère on aperçoit des voiles musculaires charnus qui rattachent radialement les valvules aux parois artérielles ; ces voiles sont au nombre de trois, un (*r*) pour la valvule ventrale et deux latéraux pour la valvule dorsale. Ils ne se limitent pas à la région des valvules, on les voit en effet se prolonger en arrière, en s'atténuant, et aboutir à une espèce de saillie circulaire formée par la paroi de l'artère. Ces voiles servent de freins aux valvules et les empêchent de se rabattre en dedans quand le sang artériel est chassé dans les vaisseaux. L'artère abdominale inférieure (*d*), d'un calibre très considérable, fait naturellement suite au tronc commun ; elle ne s'en sépare nullement par des valvules et le sang passe directement et sans aucun obstacle de la cavité de l'un dans la cavité de l'autre. En outre, sur la face ventrale du tronc, on voit l'orifice béant (*e*) de l'artère sternale (*s*), absolument dépourvu de valvules, généralement situé à gauche entre le voile de la valvule inférieure et le voile latéral gauche de la valvule supérieure, plus rarement à droite entre le voile inférieur et le voile latéral droit. Dans le premier cas, qui est le plus fréquent, l'artère sternale passe à gauche de l'intestin ; elle passe à droite dans le cas contraire.

Chez tous les Macroures (Pl. VIII, fig. 4) que j'ai étudiés la disposition est très sensiblement la même que celle qu'on observe dans la Langouste ; les variations sont relatives à l'étendue des voiles, qui peuvent devenir rudimentaires, et à la forme des valvules, qui tendent de plus en plus à la forme demi-circulaire. Du reste, dans tous les cas, il n'y a jamais de valvules en arrière de celles que nous venons de citer, d'où l'on peut conclure que, *chez les Macroures, il ne part qu'un seul tronc artériel de l'extrémité postérieure du cœur.*

Tout autre est la disposition qu'on peut constater à l'extrémité postérieure du cœur chez les Brachyures. Dans le

Tourteau (Pl. X, fig. 20), par exemple, on voit naître un tronc énorme (*d*) qui plonge entre les lobes du foie et représente l'artère sternale; à son origine on aperçoit deux grandes valvules demi-circulaires, l'une dorsale (*v*), l'autre ventrale (*v'*), qui ne contractent que très peu d'ahérence sur leurs bords et se rattachent au cœur par leur base. Entre ces valvules et les parois artérielles, je n'ai pu apercevoir ni les voiles caractéristiques de la Langouste, ni la saillie circulaire à laquelle devraient se rattacher ces voiles, ni enfin l'orifice béant d'une artère quelconque. Par contre, en avant des valvules, entre leur point d'attache et les muscles du cœur, il n'est pas difficile de voir un orifice beaucoup plus petit (*e*), et si l'on injecte par cet orifice, ou si l'on suit le canal auquel il donne entrée, on voit que c'est le point de départ (*s*) de l'artère abdominale supérieure. Deux valvules semi-lunaires protègent également cet orifice et ressemblent en tous points aux valvules de l'artère sternale; elles sont évidemment plus petites, mais il est toujours facile de les mettre en évidence. La disposition qu'on observe dans le Tourteau se manifeste avec la même évidence dans le Maïa, dans l'Étrille, dans les Corystes et en général dans tous les Crabes que j'ai étudiés; les seules différences sont relatives à l'orifice de l'artère abdominale supérieure qui peut se trouver à droite ou à gauche, près du point où se terminent les valvules, ou à une faible distance de ce point. Dans tous les cas, on est conduit à la conclusion générale suivante : *chez les Brachyures, deux artères partent de l'extrémité postérieure du cœur;* l'une de ces artères est l'artère sternale, l'autre est l'artère abdominale supérieure.

Je n'ai rien de particulier à dire sur l'origine des vaisseaux qui naissent en avant du cœur; les valvules qu'on y observe ne sont jamais très développées, mais il m'a paru résulter de leur étude que celles situées aux orifices des artères hépatiques sont plus grandes que les autres.

Il n'est pas de question qui ait donné naissance à plus de controverse que l'étude du cœur des Crustacés décapodes.

Willis, Swammerdam et Rœsel ne signalent ni le péricarde, ni les fentes du cœur, ni les valvules situées aux orifices artériels; Willis considère d'ailleurs comme une oreillette (*auricula cordis*) le prolongement postérieur du cœur de l'Écrevisse. De Geer (1) se contente de renvoyer à Rœsel; Herbst (2) paraît avoir fait quelques observations plus sérieuses ; s'il donne pour l'Écrevisse la figure insuffisante de Rœsel, il a soin d'ajouter qu'un « autre vaisseau (l'artère sternale) naît du cœur au même point » que l'artère abdominale supérieure, ce qui n'est pas absolument exact comme on l'a vu plus haut; il fait en outre observer que les deux mêmes vaisseaux se détachent de l'extrémité postérieure du cœur dans les Crabes. Il est utile d'ajouter que Herbst n'a nullement étudié les valvules des orifices artériels, ce qui enlève toute rigueur à ses observations, et qu'il n'a pas signalé davantage les fentes en boutonnières et le péricarde. Les travaux de Cuvier ne font guère avancer la question; le savant anatomiste n'a nullement débrouillé la circulation des Crustacés et il considère les deux fentes dorsales du Homard (3) comme les orifices de deux veines qui ramèneraient au cœur le sang des branchies. Kohler (4) indique également ces deux perforations, mais il ne parle nullement de leur fonction. Suckow signale non seulement ces deux fentes, mais il figure en outre les deux veines branchiales annoncées par Cuvier; Desmarets (5) a soin d'ajouter que les valvules manquent absolument dans le cœur.

En 1825, Lund (6) décrit pour la première fois les trois paires de boutonnières dans le cœur du Homard; en 1827

(1) De Geer, *Mémoire pour servir à l'histoire des Insectes*, Stockholm, 1778, vol. VII.

(2) Herbst, *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse*, Berlin und Stralsund, 1790.

(3) G. Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, t. VI.

(4) Kohler, *Observationes nonnullas anatomicas in appendices genitalium ranarum luteas et in systema vasorum cancri astaci*. Diss. inaug., Tubingue, 1811.

(5) Desmarets, *Considérations générales sur la classe des Crustacés*.

(6) Lund, *Zweifel an dem Daseyn eines Circulationsystems bey den Crustacen*, Isis, 1825, t. XVI-XVII.

Audouin et Milne-Edwards (1) ne signalent que deux boutonnières qu'ils considèrent à tort comme les orifices des veines branchio-cardiaques, mais ils signalent les valvules à l'orifice de toutes les artères. En 1828, Strauss-Durckheim (2) introduit pour la première fois dans la science carcinologique la notion de péricarde, mais il a tort de désigner ce péricarde sous le nom d'oreillette, car ses parois ne sont pas contractiles, comme il le reconnaîtra d'ailleurs plus tard (3); en 1830 Lund et Schultz (4) précisent encore davantage et disent très nettement que les conduits branchiaux s'ouvrent dans le péricarde et non pas dans le cœur. Ces idées furent consacrées de nouveau par Krohn en 1834.

Autant que je puis en juger par mes recherches, ces derniers travaux sont en accord avec la vérité et ne demandent qu'à être précisés par des observations ultérieures. Ils sont, en effet, acceptés par la plupart des auteurs plus modernes, par Siebold et Stannius (5), par Gegenbaur (6), par Claus (7), par Huxley (8), etc., ce qui n'empêche pas certaines notes discordantes de se produire. D'après R. Owen (9), il n'y aurait de valvules qu'à l'origine de l'artère sternale et le retour du sang au cœur serait assez compliqué; Lemoine (10) signale également les deux valvules de l'artère sternale, mais il dit qu'il n'a pas constaté les autres « avec la même certi-

(1) Audouin et Milne-Edwards, *loc. cit.*, p. 358.

(2) Strauss-Durckheim, *Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés*, 1828.

(3) Strauss-Durckheim, *Traité pratique et théorique d'anatomie comparative*, Paris, 1842, t. II.

(4) Lund und Schultz, *Forgesetzte Untersuchungen über das System des Kreislaufes bey den Crustaceen*, Isis, 1830, n° 23.

(5) Siebold et Stannius, *Nouveau manuel d'anatomie comparée*, Paris, t. I, 1850.

(6) Gegenbaur, *Manuel d'anatomie comparée*, Paris, 1874.

(7) Claus, *Traité de zoologie*, trad. française, 1884.

(8) Huxley, *The anatomy of invertebrated animales*, London, 1877, et *L'Écrevisse, Introduction à l'étude de la zoologie*, Paris, 1880.

(9) R. Owen, *Lectures on the comparative anatomy of the invertebrate animals*, London, 1843.

(10) Lemoine, *Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux, musculaire et glandulaire de l'Écrevisse* (Ann. sc. nat., 5e série, t. IX, 1868).

tude »; Dogiel (1) ne décrit de valvules qu'aux orifices des artères sternales et « céphalique » (ophthalmique?). Enfin, plus récemment encore, Bela Dezsö (2) mentionne *huit paires* de fentes dans le cœur, cinq du côté dorsal et trois du côté ventral. Je dois ajouter que ce dernier auteur est seul de son opinion et qu'il m'a été impossible de retrouver autre chose que les six fentes normales. Quant à la nature exacte des valvules et aux différences qui séparent si nettement les Brachyures des Macroures, je ne crois pas qu'on les ait étudiées jusqu'ici dans l'adulte.

Claus (3) a traité cette question en s'occupant de l'appareil circulatoire des larves, et il trouve que chez ces dernières l'artère abdominale supérieure et l'artère sternale ont des origines distinctes dans le cœur; il ajoute d'autre part que chez les Brachyures adultes l'artère se détache directement de l'artère abdominale supérieure, ce qui est exactement l'inverse des résultats auxquels je suis arrivé. Il m'est impossible de critiquer cette dernière opinion, car je ne connais pas les arguments sur lesquels elle repose; quant à celle relative aux larves, elle paraît parfaitement établie, ce qui tendrait à prouver que les Brachyures présentent, sous ce rapport, un caractère larvaire qui fait défaut aux Macroures.

L'artère sternale étant distincte, au moins dans la larve, Claus fait justement observer qu'on ne saurait considérer, avec Audouin et Milne-Edwards, l'artère abdominale supérieure comme une branche de l'artère sternale, lorsque celle-ci ne prend plus son origine dans le cœur. Cette observation est complètement juste, et au lieu de dire, comme je l'ai fait autrefois (4), que l'artère abdominale supérieure est une

(1) Dogiel, *De la structure et des fonctions du cœur des Crustacés* (Arch. de physiol. normale et pathologique, 1877, 2e série, t. IV).

(2) Bela Dezsö, *Ueber das Herz des Flusskrebse und des Hummers* (Zool. Ant., 1878).

(3) Claus, *Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden* (Arbeit aus dem zool. Instit. Wien., 1884, t. V, p. 26).

(4) E.-L. Bouvier, *loc. cit.*, p. 67.

branche de l'artère sternale, il est plus logique de considérer, chez les Macroures, l'artère sternale comme une branche de l'artère abdominale supérieure.

Artère sternale (*s*). — L'artère sternale est le tronc impair qui met en relation le système artériel dorsal avec le système artériel ventral; elle se dirige de l'extrémité postérieure du cœur vers le plancher sternal, et passe sur les côtés de l'intestin, ce qui lui donne une position nettement asymétrique. Delage (1) fait observer que l'artère sternale des Mysis passe toujours à gauche du tube digestif, mais il n'en est pas de même ici et nous disons, avec Audouin et Milne-Edwards (2), qu'elle peut indifféremment passer à droite ou à gauche. En plongeant du côté ventral, elle passe entre les lobes du foie et entre les glandes génitales, se recourbe en avant et finit par atteindre le système ganglionnaire ventral.

Chez tous les Macroures et chez les Brachyures qui appartiennent aux tribus des Notopodes (Porcellane), des Oxystomes (Calappe, Atélécycle, Coryste) et des Catométopes (Grapse), elle traverse le système nerveux (*t*) dans la région thoracique (Pl. XI, fig. 32); il en est encore de même chez certains Cyclométopes (Portune, Carcin, Platycarcin, Xanthe); mais ceux qui se placent au sommet de la tribu (Eriphie) présentent la même disposition que le Maïa et que tous les autres crabes de la tribu des Oxyrhynques (Pise, Inachus, Sténorhynque). L'artère sternale, en effet, ne traverse plus la masse nerveuse thoracique; elle passe en arrière et ne présente plus que des rapports de contact avec le système nerveux.

Un échange de note fâcheux m'avait fait à tort attribuer aux Xanthes (3) ce curieux caractère, qui est propre aux Eriphies; je tiens à relever ici cette erreur.

(1) Delage, *loc. cit.*, p. 114.

(2) Audouin et Milne-Edwards, *loc. cit.*, p. 365.

(3) E.-L. Bouvier, *Sur l'appareil circulatoire de Maïa, Grapsus*, etc. (Bull. soc. phil. de Paris, 1re série. t. XII, n° 2.) Le système nerveux des Crustacés décapodes et ses rapports avec l'appareil circulatoire (*Ann. sc. nat.*, 7e série, t. VII.

Chez les Macroures, l'artère sternale traverse le système nerveux entre les ganglions qui correspondent aux troisième et quatrième paires de pattes thoraciques; cette disposition se reconnaît encore chez les Brachyures les plus voisins des Macroures, mais elle devient moins nette chez les autres et l'on n'aperçoit plus qu'un disque nerveux, perforé ou non suivant que l'artère sternale traverse la masse nerveuse ou passe en arrière. On a cru jusqu'ici que l'artère sternale donnait toujours naissance à l'artère abdominale supérieure, mais j'ai montré plus haut (voy. p. 214 et 215) qu'il n'en est ainsi, en réalité, que chez les Décapodes macroures; chez les Brachyures, l'artère abdominale supérieure se détache du cœur indépendamment de l'artère sternale. D'ailleurs, *chez tous les Crustacés décapodes elle se divise du côté ventral en deux branches médianes dont l'une se dirige en avant et forme une partie de l'artère maxillo-pédieuse tandis que l'autre pénètre dans l'abdomen et joue dans cette région le rôle d'artère abdominale inférieure* (1). Cette règle ne souffre aucune exception si l'on range à part les Pagures. Dans les espèces dont le système nerveux est perforé par l'artère sternale, la bifurcation se produit au-dessous de la chaîne ganglionnaire, entre celle-ci et le plastron sternal; dans les autres (Maïa, Eriphie, etc.), la bifurcation s'effectue en arrière de la masse ganglionnaire et quelquefois (Maïa, Stenorhynque) assez loin au-dessus de cette masse (Pl. IX, fig. 14).

Les artères dont nous venons de parler sont seules signalées par les différents auteurs, mais on croirait à tort que l'artère sternale n'en donne pas d'autres. Elle émet en réalité un certain nombre d'artérioles plus ou moins fines qui se rendent, soit aux parois sternales, soit aux organes environnants et notamment aux glandes génitales.

J'ai étudié spécialement ces vaisseaux dans le Pagure,

(1) Le vaisseau médian formé d'avant en arrière par l'artère maxillo-pédieuse et l'artère antennaire correspond à tous égards à l'artère prénervienne (Delage) des Crustacés isopodes.

dans les Porcellanes et dans le Tourteau, mais on ne saurait douter qu'ils se rencontrent également ailleurs.

Le cœur des Crustacés décapodes paraît dériver indirectement du cœur beaucoup plus complexe des Crustacés phyllopodes ; chez ces derniers (Apus, Branchippe), il se présente sous la forme d'un long vaisseau dorsal muni d'un grand nombre de fentes en forme de boutonnières. Il a très sensiblement encore le même aspect, mais avec un nombre moindre de boutonnières, chez la plupart des Édriophthalmes, enfin il ne conserve plus que deux paires de boutonnières chez les Schizopodes (1), mais il reste toujours allongé et atteint l'extrémité postérieure du thorax dans les Mysis et la dépasse même dans les Sirielles (2). Les Stomatopodes ont conservé, beaucoup plus que les Schizopodes, le cœur allongé et muni de nombreuses valvules des Phyllopodes; les Squilles, en effet, sont munis d'un très long vaisseau dorsal qui s'étend sur presque toute la longueur du thorax et de l'abdomen, présente en général une paire de boutonnières par segment et, dans chaque segment, émet une paire au moins de vaisseaux latéraux. Mœckel (3) paraît avoir le premier comparé d'une manière exacte le cœur des Crustacés décapodes avec celui des Stomatopodes : « La plus grande partie, dit-il, de la portion postérieure du cœur, dans les Stomatopodes, représente l'aorte postérieure (artère abdominale supérieure des Décapodes) ». Tout récemment, Claus (4) est arrivé à la même conclusion, mais il l'a exprimé d'une manière différente; après avoir décrit la forme élargie et quadrangulaire de la chambre antérieure du vaisseau dorsal chez les larves de Squille, il s'exprime dans les termes suivants : « Par sa forme et par les artères qui en partent, cette portion élargie et quadrangulaire du cœur, réunie à la courte région du

(1) Yves Delages, *loc. cit.*, p. 107.

(2) Claus, *Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden* (Arbeit. aus dem zool. Institute d'Univ. Wien., 1884, t. V, pl. I, fig. 1).

(3) Mœckel, *Traité général d'anatomie comparée*, t. IX.

(4) Claus, *Die Kreislaufsorgane und Blutbewegung der Stomapoden* (Arbeit. aus dem zool. Institut. Wien., t. V, 1884, p. 9).

vaisseau qui correspond au segment des pieds mâchoires et émet une puissante paire d'artères latérales, produit l'effet d'un cœur de Zoé, si bien que, pour cette raison et pour d'autres qui viennent lui donner un appui, je n'hésite pas à considérer cette partie comme l'équivalent morphologique du cœur des Décapodes. »

Il est vrai que cette région du vaisseau dorsal ne présente qu'une paire de boutonnières, mais nous devons faire observer que le nombre des boutonnières est loin de correspondre toujours à celui des segments (voir les Édriophthalmes) et que, chez les Mysis notamment, on trouve seulement deux paires de boutonnières, bien que le cœur soit l'homologue absolu de celui des Crustacés décapodes.

Cette dernière assertion est absolument confirmée par les travaux déjà cités sur l'appareil circulatoire des Schizopodes; et il nous suffira de dire qu'on trouve notamment, chez ces Crustacés, une artère sternale qui ressemble absolument, par ses relations avec le cœur et par les branches qu'elle émet, à l'artère sternale des Décapodes. Chez les Stomatopodes, avant le remarquable travail de Claus, on ne connaissait ni système artériel ventral, ni artère sternale destinée à mettre le cœur en relation avec ce dernier système ; Claus a établi le premier point avec une grande évidence et, en ce qui regarde le second, il considère comme l'artère sternale un rameau qui part de l'une des artères situées à l'extrémité postérieure de la première chambre cardiaque. Ce rameau plonge du côté ventral et se met en relation avec l'artère ventrale; si l'on admet l'hypothèse très rationnelle de l'auteur, qui considère la première chambre comme l'équivalent du cœur des Crustacés décapodes, on voit que ce rameau d'anastomose occupe en effet la position exacte de l'artère sternale.

L'artère sternale a été signalée pour la première fois par Swammerdam dans le Pagure ; Herbst dit qu'elle passe sous le système nerveux avant de se diviser ; Cuvier, dans ses *Leçons d'anatomie comparée*, ne paraît pas soupçonner l'im-

portance des relations qui existent entre cette artère et les centres nerveux, mais il figure et décrit la perforation qui lui livre passage dans l'Écrevisse et dans le Crabe enragé, il ajoute que cette perforation n'existe pas dans le Maïa. C'est Audouin et Milne-Edwards qui ont le mieux étudié cette artère, aussi bien dans ses relations avec le système nerveux que dans les vaisseaux qu'elle émet; c'est à tort toutefois qu'ils considèrent le Maïa comme dépourvu d'artère abdominale inférieure, nous verrons en effet que le vaisseau décrit par eux sous le nom d'artère abdominale supérieure (1) n'est rien autre chose que l'artère abdominale inférieure.

Artère maxillo-pédieuse (*m*). — On désigne sous le nom d'artère maxillo-pédieuse le vaisseau médian ventral qui reçoit le sang de l'artère sternale et qui s'étend depuis l'œsophage jusqu'à l'extrémité postérieure du thorax ou au voisinage de cette extrémité. Elle irrigue le plastron (Pl. VIII, fig. 5) et les parois sternales, les pattes thoraciques et les appendices buccaux, l'œsophage et la région de l'estomac qui s'en rapproche le plus, une partie de la glande urinaire, les branchies et la partie du système nerveux qui est logée dans le thorax. Les artérioles qui vont aux branchies sont toujours très fines, et ne peuvent être confondues avec les grosses veines afférentes branchiales; les artérioles du système nerveux sont plus petites encore mais elles sont très nombreuses, fortement ramifiées et entrelacées, si bien qu'on peut considérer les centres nerveux comme enveloppés d'un lacis vasculaire d'une richesse extrême. Dans les injections poussées très loin, le névrilème prend assez vivement la couleur de l'injection, tant est grande l'abondance de vaisseaux sanguins qui le traversent.

Presque tous les vaisseaux dont nous venons de parler naissent des troncs sanguins qui se rendent aux appendices thoraciques et buccaux. Ces troncs sanguins sont, en effet, de beaucoup les plus importants et ils se détachent plus ou

(1) Audouin et Milne-Edwards, *loc. cit.*, p. 365.

moins régulièrement par paires de l'artère maxillo-pédieuse. Chez les Macroures (Pl. VIII, fig. 5) on voit se détacher successivement et isolément, de l'extrémité postérieure de l'artère à l'extrémité antérieure, les paires artérielles des cinquième (p^5), quatrième (p^4), troisième (p^3), deuxième (p^2) et première (p^1) paires de pattes thoraciques, puis les paires des pattes mâchoires (r^3, r^2, r^1), celles des mâchoires (s^2, s^1) et enfin celle des mandibules (v). La même disposition existe encore chez quelques Crabes rangés dans le groupe intermédiaire des Anomoures; dans la Porcellane à pinces plates, par exemple, les deux pattes postérieures sont beaucoup plus petites que les autres et rejetées en arrière, la paire artérielle qui leur correspond (Pl. XI, fig. 32, p^5) a une indépendance absolue et se trouve à une distance relativement très grande de la paire artérielle destinée à la quatrième paire de pattes. Du reste les autres artères pédieuses de la Porcellane sont très rapprochées les unes des autres; elles diffèrent en cela des artères des Macroures qui sont toujours assez éloignées.

Le raccourcissement du thorax, dans les Brachyures, sa largeur très grande, et l'importance des appendices qu'il porte donnent à l'artère maxillo-pédieuse et aux branches qui en partent un calibre très considérable; on s'explique ainsi comment les paires artérielles pédieuses sont situées côte à côte chez eux ou au moins peu éloignées l'une de l'autre. Ce rapprochement est si grand que *les deux paires artérielles postérieures sont réunies à droite et à gauche dans un tronc commun qui se bifurque bientôt et émet les branches destinées à chacune des deux paires de pattes*. J'ai observé cette disposition aussi bien dans les Corystes, dont le thorax est assez allongé, que dans le Tourteau (Pl. XI, fig. 27 et 28, p^4, p^5) où il est très large; les artères pédieuses postérieures sont très rapprochées, mais distinctes dans le Maïa; elles sont au contraire confondues dans le Sténorhynque (Pl. IX, fig. 14). Au point de vue du rapprochement des paires artérielles pédieuses, les Porcellanes établissent une transition naturelle entre les Macroures et les Brachyures.

Une autre distinction doit être établie entre les Crustacés décapodes dont le système nerveux est traversé par l'artère sternale et ceux, tels que les Maïas, où elle passe en arrière de la masse nerveuse, concentrée alors dans la région thoracique. Dans les premiers (Macroures et tous les Brachyures les moins élevés dans la série), l'artère sternale forme l'artère maxillo-pédieuse entre les branches artérielles de la troisième et de la quatrième paire; chez les autres (Eriphie, Maïa et tous les Oxyrhynques) elle paraît simplement se recourber en avant et émet successivement d'arrière en avant toutes les paires artérielles dont nous avons parlé. Cette différence en entraîne une autre; dans le premier cas, l'artère abdominale inférieure est le prolongement naturel du tronc maxillo-pédieux qui se trifurque en arrière pour former cette artère et la paire pédieuse postérieure; dans le second, l'artère abdominale inférieure se trouve être un tronc distinct, qui tire son origine de l'artère sternale assez près du cœur, et ne présente aucune relation directe avec le tronc maxillo-pédieux, à moins qu'on ne choisisse arbitrairement son origine pour déterminer le point où l'artère sternale se continue dans l'artère maxillo-pédieuse.

La trifurcation qui termine en arrière l'artère maxillo-pédieuse est généralement très régulière en ce sens que la dernière paire pédieuse est symétriquement située par rapport à l'artère abdominale inférieure; mais il peut ne pas en être toujours aussi. Dans le Crabe enragé (Pl. VIII, fig. 9), par exemple, l'artère maxillo-pédieuse se bifurque en arrière, l'un des troncs irrigue les deux dernières paires de pattes d'un côté; l'autre, beaucoup plus gros, se bifurque à son tour et émet l'artère abdominale inférieure ainsi que le tronc commun des deux dernières paires de pattes du côté opposé. Dans les Pagures (Pl. XI, fig. 26), la trifurcation postérieure n'existe généralement pas, ce qui tient à la disparition complète de l'artère abdominale inférieure (1).

(1) L'artère abdominale inférieure est réduite à un court rudiment, destiné au premier segment abdominal, dans les Paguristes (*Paguristes maculatus*).

A son extrémité antérieure, l'artère maxillo-pédieuse se bifurque en arrière de l'œsophage, qu'elle embrasse alors comme une fourche (Pl. VIII, fig. 2). Les deux branches de la bifurcation irriguent tous les appendices buccaux en même temps qu'elles envoient de puissants rameaux à la glande verte (G), à l'œsophage (Œ), à l'estomac. Dans l'Écrevisse, ce sont les deux branches œsophagiennes antérieures qui vont s'anastomoser pour former un collier vasculaire périœsophagien, avec le vaisseau récurrent (*r*) formé par les extrémités réunies des artères antennaires. Des artérioles variables en nombre et en importance se répandent en avant, et sur les côtés, dans les régions voisines occupées par les muscles et les ligaments antérieurs des corps.

Herbst paraît avoir signalé le premier l'artère maxillo-pédieuse ; il signale les deux vaisseaux qui, dans les Crabes, partent de l'extrémité postérieure du cœur : « Le premier, dit-il, plonge perpendiculairement vers le pont qui se trouve de côté ventral du test, il se dirige en avant et après qu'il est arrivé sous la masse nerveuse, se divise en deux rameaux avant de se prolonger en avant. » Kohler signale également cette artère dans l'Ecrevisse et Bojanus décrit et figure ses anastomoses avec deux grosses branches stomacales qu'il attribue à tort à l'artère ophthalmique. Audouin et Milne-Edwards ont surtout exactement étudié cette artère, mais aucun auteur ne signale les différences importantes qui existent entre l'artère maxillo-pédieuse des Brachyures et celle des Macroures.

Les artères abdominales. — On connaît l'origine de l'artère abdominale supérieure (*d*) et de l'artère abdominale inférieure (*d'*) chez les différents Décapodes; nous allons maintenant étudier ces vaisseaux d'une manière complète en nous élevant progressivement des Macroures aux Brachyures les plus élevés dans la série ; nous mettrons en évidence, dans le paragraphe suivant, les conséquences auxquelles peut conduire cette étude progressive.

1° *Macroures.* — Audouin et Milne-Edwards ont très exactement décrit l'artère abdominale supérieure du Homard, au moins dans sa partie antérieure, celle qui précède le sixième anneau de l'abdomen ; ils ont montré qu'elle donne naissance à une paire de branches latérales dans chacun des cinq premiers anneaux, que ces branches envoient immédiatement des rameaux longitudinaux sur le tube digestif, et se prolongent en dehors dans les muscles principaux et jusque dans les pattes abdominales, enfin que l'artère se bifurque dans le sixième anneau et envoie séparément chacune de ses branches dans les deux derniers segments de l'abdomen. Ils ont également bien étudié son artère abdominale inférieure ; ils ont montré notamment qu'elle n'irrigue guère que la faible couche des muscles ventraux et la chaîne nerveuse abdominale ; toutefois ils ont représenté avec trop de régularité les branches qui en partent, et ils ont omis surtout d'indiquer les relations que contractent en arrière les deux artères de l'abdomen.

Avant d'étudier ces relations qui constituent une partie importante de cette étude, il ne sera pas inutile de jeter un coup d'œil sur les mêmes artères dans les autres Macroures. En général, l'artère abdominale supérieure est aussi grosse au moins que l'artère sternale, et celle-ci envoyant la plus grande partie de son sang dans le thorax et dans ses appendices, il en résulte que l'artère abdominale inférieure présente toujours un calibre très réduit, en rapport du reste avec le faible développement des parties qu'elle doit irriguer. Toujours l'artère abdominale supérieure se divise en branches paires et latérales, à peu près comme dans le Homard, toujours aussi les branches ont la même distribution, mais l'artère abdominale inférieure n'émet jamais que de faibles artérioles latérales, assez irrégulièrement disposées, toujours assez nombreuses et destinées d'ailleurs aux mêmes parties que celles du Homard. Ces conclusions reposent sur l'étude des types les plus importants du groupe, Crangons, Palémons, Néphrops, Homards, Écrevisses, Langoustes, Scyllares.

En étudiant l'Écrevisse, et examinant la manière dont pénètre la masse injectée dans les différents vaisseaux, je fus amené à chercher les relations qui existent entre les deux artères principales de l'abdomen et cela me conduisit à chercher les mêmes relations dans tout l'ensemble de l'ordre. Chacun sait que l'artère abdominale inférieure de l'Écrevisse est un des vaisseaux les plus difficiles à injecter et on peut dire, presque sans crainte de se tromper, que l'injection a bien réussi quand on voit par transparence, à travers l'abdomen, cette artère colorée par la masse. Or, il m'était arrivé plusieurs fois de ne pas injecter l'artère abdominale inférieure dans sa partie la plus voisine du thorax et cependant on pouvait voir parfois une portion de sa partie postérieure occupée par l'injection. Il était facile d'en conclure qu'il y avait communication en arrière entre l'artère dorsale et l'artère ventrale, mais il pouvait se faire que la communication fût peu importante et peut-être accidentelle. Pour m'en assurer je plaçai une seringue dans l'artère dorsale, je fis une ligature autour de la canule et je poussai l'injection en arrière sans trop de précipitation ; je vis alors la rame caudale s'injecter et en même temps l'injection revenir d'arrière en avant par l'artère ventrale. Convaincu par ce procédé, j'étudiai par la dissection la partie postérieure des deux artères, et voici ce que j'observai.

L'artère abdominale supérieure de l'Écrevisse (Pl. VIII, fig. 6) se bifurque ordinairement un peu avant d'atteindre le sixième anneau. Chacune de ses branches émet alors l'artère latérale du cinquième anneau (u^5), plonge ensuite dans les muscles sur les côtés de l'intestin, émet une artère latérale (u^6) qui se bifurque pour aller, d'une part dans les appendices du sixième anneau et d'autre part dans le telson, enfin se prolonge du côté ventral au-dessous de l'intestin (I) et, en arrière du dernier ganglion nerveux, se met en relation directement avec son homologue du côté opposé. Ainsi se forme un collier vasculaire péri-rectal, dont l'une des branches est toujours importante, l'autre pouvant se réduire

beaucoup ou même s'atrophier complètement. Dans tous les cas on voit l'artère abdominale inférieure, à son extrémité, déboucher à plein canal dans ce collier et mettre ainsi en communication le système dorsal avec le système ventral. Il résulte de ce fait que l'irrigation du telson et des lames latérales de la nageoire est complètement mixte, puisqu'elle s'effectue par le sang du collier péri-intestinal qui réunit l'artère dorsale à l'artère ventrale.

Le collier vasculaire péri-intestinal se forme à peu près de la même manière et offre les mêmes relations dans les Néphrops, et probablement aussi dans les Scyllares; dans les Langoustes (Pl. XI, fig. 36), il présente une forme particulière en ce sens que son arceau dorsal s'étend en arrière tandis que son arceau ventral s'étend en avant, d'ailleurs la bifurcation ne se produit qu'assez loin dans le sixième anneau, et l'extrémité de l'artère abdominale inférieure se fait remarquer par les nombreuses petites artérioles qui en partent.

Dans le Homard, le collier péri-intestinal m'a paru fort grêle et très irrégulier dans l'arceau ventral qui le met en relation avec l'artère abdominale inférieure; je dois avouer d'ailleurs que je n'ai pas étudié un assez grand nombre d'individus pour affirmer que l'important collier de l'Écrevisse n'existe pas. Dans le Crangon (Pl. IX, fig. 17), des injections plusieurs fois répétées m'ont toujours montré, dans le cas où elles étaient le mieux réussies, un collier péri-intestinal irrégulier, ce collier se prolongeait en avant dans une fine artère ventrale (*k*) munie de branches assez nombreuses qui n'arrivait jamais à rencontrer la portion antérieure injectée de l'artère abdominale inférieure.

Je considère ces deux tronçons ventraux comme des parties de l'artère abdominale inférieure; on s'explique aisément la lacune qui les sépare si l'on songe que l'artère est très fine et qu'elle reçoit la masse à injection par ses deux extrémités, ce qui fait refluer le sang dans la région moyenne de l'artère.

2° *Circulation abdominale du Bernard-l'Ermite* (Pl. X.

fig. 25; pl. XI, fig. 26). — Nous savons déjà que les artères hépatiques (*h*) du Bernard-l'Ermite sont détournées de leur fonction ordinaire et nous savons aussi que l'artère abdominale inférieure n'existe pas, l'artère maxillo-pédieuse (*m*) se terminant, sans prolongement aucun, au niveau des deux dernières pattes thoraciques (1). Il était dès lors intéressant d'étudier en détail l'irrigation de l'abdomen qui renferme, comme on sait, la plus grande partie du foie (F), la totalité des glandes génitales (T) et la presque totalité de leurs conduits (*v*). Voici les résultats auxquels je suis arrivé.

L'artère abdominale supérieure (*d*), très développée, se dirige vers l'abdomen en occupant une position relativement superficielle au-dessus du tube digestif et entre les cæcums hépatiques formés par la portion antérieure très réduite du foie. Elle franchit l'étroit corselet formé par la réunion de l'abdomen au thorax, plonge dans le foie tout en restant assez superficielle et, un peu plus loin, se bifurque en deux branches d'inégale importance. La branche la plus faible (*b*) reste à peu près au même niveau, mais oblique à gauche et émet chemin faisant de nombreuses branches très ramifiées qui se distribuent dans le foie, dans les glandes génitales sur le tube digestif et envoient des rameaux dans les fausses pattes abdominales situées du côté gauche. La branche la plus importante (*b'*) plonge obliquement du côté ventral, continue à émettre des branches hépatiques et atteint la couche musculaire ventrale qui représente à elle seule tous les muscles abdominaux du Pagure. Elle suit alors le côté dorsal de cette couche, émet d'assez nombreuses branches, et finalement la traverse brusquement, atteint le côté ventral, circule entre celui-ci et la chaîne nerveuse, et finalement atteint l'avant-dernier anneau où elle paraît se terminer en arrière du dernier ganglion nerveux.

(1) Dans la région antérieure de l'abdomen la chaîne nerveuse est irriguée par une fine artériole qui naît de l'artère maxillo-pédieuse, entre les artères des deux dernières paires, et qui envoie aussi un prolongement en avant.

Dans cette dernière partie de son trajet (*c*), elle occupe exactement la même position que l'artère abdominale inférieure des autres Macroures, et on l'aperçoit par transparence sur les individus fraîchement injectés.

Quand elle occupe encore le côté dorsal des muscles abdominaux, la branche principale de l'artère abdominale supérieure émet de nombreux rameaux qui se rendent pour la plupart dans la couche musculaire ; l'un d'eux est beaucoup plus important que les autres; il s'enfonce dans la masse charnue et irrigue spécialement cette espèce de saillie columellaire qui s'est développée sur la face ventrale de l'abdomen des Pagures, pour remplacer sans doute, jusqu'à un certain point, le muscle columellaire des mollusques qui occupaient la coquille. Avant de plonger sous les muscles ventraux, la branche émet en arrière un rameau assez important (*e*) qui a très sensiblement la même distribution que la portion précédente, en ce sens qu'elle irrigue essentiellement les muscles et beaucoup moins le foie. Enfin, quand la branche a atteint le côté ventral, elle continue (*c*) à se répandre dans les muscles, sur les téguments, dans la chaîne nerveuse et c'est ainsi qu'elle atteint l'extrémité postérieure du dernier ganglion abdominal.

En cet endroit (Pl. IX, fig. 13) elle se recourbe en avant, et revient dans la direction du foie où elle (*c'*) se ramifie, avant de se terminer à peu près au niveau du point où s'épanouissent les dernières artérioles issues de la branche accessoire de l'artère abdominale supérieure. J'ai observé parfois des relations secondaires, et en général assez peu importantes, entre ce prolongement récurrent et le prolongement supramusculaire formé par la branche avant qu'elle plonge dans les muscles (1).

Dans l'arceau qu'elle forme en se recourbant en avant, la branche émet un certain nombre de rameaux importants qu'il importe de bien étudier. Avant de se recourber, elle

(1) E.-L. Bouvier, *Sur l'appareil circulatoire des Maia*, *Grapsus*, *Stenorhynchus*, *Pagurus*, etc. (Bull. soc. philom. de Paris, 7e série, t. XII, p. 72).

donne naissance à un gros tronc qui envoie d'abord un rameau en avant, un autre en arrière dans le telson, et se prolonge dans l'appendice, en forme de crochet, du côté droit. Un peu plus loin, dans l'anse même de l'arceau, on voit naître deux rameaux, dont l'un irrigue la portion terminale de l'intestin (I), tandis que l'autre se dirige en avant sur la face ventrale de ce dernier. Enfin, au point de rebroussement, naît encore un autre tronc qui se comporte comme celui du côté droit, mais possède des dimensions plus importantes, puisqu'il irrigue essentiellement l'appendice du côté gauche, beaucoup plus développé que celui du côté droit.

Ainsi, dans le Pagure ermite, *on voit un même vaisseau*, *l'artère abdominale supérieure*, *irriguer à lui seul, en même temps que les parties auxquelles il se rend normalement*, *des organes qui reçoivent leurs vaisseaux*, *chez les autres Décapodes*, *des artères antennaires et des latérales postérieures* (glande génitale), *des artères hépatiques* (foie) *et de l'artère abdominale inférieure* (région ventrale de l'abdomen) (1). Et ceci justifie encore, au moins pour les Décapodes, l'exactitude du principe déjà signalé plus haut, à savoir qu'il existe une indépendance absolue entre les artères et les organes qu'elles desservent.

Si maintenant on cherche à expliquer la disparition de l'artère abdominale des Pagures, on se trouve en présence de diverses hypothèses dont deux surtout paraissent mériter de nous arrêter, puisqu'elles sont en rapport direct avec les faits observés chez les Pagures et chez les autres Décapodes. On sait que l'artère abdominale inférieure est toujours très réduite chez les Macroures et qu'elle irrigue seulement une faible couche de muscles ventraux et la chaîne nerveuse abdominale; on pourrait se demander dès lors si la suppression des muscles ventraux n'aurait pas entraîné la

(1) J'ai montré depuis qu'il en est de même dans le Pagure strié (*Pagurus striatus*) et dans le Cénobite diogène (*Cœnobita diogenes*) (*Bull. Soc. phil. de Paris* (8), t. II, p. 181 et 196).

suppression de l'artère qui les irrigue. Je ne crois pas l'hypothèse bien sérieuse d'abord parce que nous savons, par l'exemple même du Pagure, que les vaisseaux persistent très bien et changent de fonction quand leurs organes disparaissent, ensuite parce que les muscles développés dans l'abdomen du Pagure paraissent renfermer des muscles ventraux très développés (1).

Il vaut mieux croire, ce me semble, que les Pagures ont conservé intact le caractère des larves qui sont, comme l'a montré Claus, dépourvues d'artère abdominale inférieure. On sait du reste que les Mysis gardent également ce caractère larvaire. S'il en est ainsi, il est probable que les Pagures commencent à habiter les coquilles à une époque où ils ont encore un certain nombre de caractères larvaires et notamment l'appareil circulatoire incomplet dans la région de l'abdomen. Dans cette hypothèse, le contact de l'abdomen contre la columelle de la coquille aurait pour conséquence d'empêcher le développement de l'artère abdominale inférieure.

L'étude de la larve pourrait peut-être expliquer cette disparition ou au moins servir de critérium aux hypothèses précédentes; malheureusement l'appareil circulatoire des larves nous est incomplètement connu et nous ne possédons qu'une figure de Claus représentant une larve de Pagure avec le système circulatoire ventral (2). Dans cette larve, il est vrai, on voit l'artère maxillo-pédieuse se terminer par une bifurcation au niveau du dernier ganglion thoracique, mais la larve ne présente que trois paires de pattes et ne possède probablement pas encore un appareil circulatoire complètement développé. Il est possible d'ailleurs que des études sur l'appareil circulatoire des Thalassinidés soient capables d'éclairer la question; c'est ce que je pourrai dire

(1) Je serai bientôt en état de donner des détails précis sur la manière dont les muscles ventraux des Macroures s'atrophient et se modifient pour arriver aux muscles des Pagures.

(2) Claus, *Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden* (Arbeit. aus dem zool. Instit. Wien., t. V, 1884, fig. 55).

sous peu quand j'aurai terminé un certain nombre de recherches sur les Thalassinidés (1).

L'appareil circulatoire des Pagures n'a guère été étudié que par Swammerdam (2), dans un travail où sont simplement signalés quelques troncs artériels issus du cœur, deux en avant et deux en arrière; il est assez étonnant que Meckel (3) se soit borné à reprendre l'opinion de Swammerdam sans y rien ajouter. Milne-Edwards a dû étudier le Pagure, mais il n'en donne qu'une figure d'anatomie générale (4) dans laquelle se voient représentés le cœur et une partie de l'artère abdominale supérieure. C'est à tort qu'on a négligé l'étude de ce curieux Crustacé ; elle est des plus suggestives et met d'ailleurs en évidence un certain nombre de particularités anatomiques importantes.

3° *Brachyures*. — Les Porcellanes sont les Crabes les plus voisins des Macroures, mais elles présentent déjà des caractères totalement différents. Dans la Porcellane à pinces larges (Pl. X, fig. 23) l'artère abdominale supérieure a un volume infiniment plus considérable que l'artère abdominale inférieure (*d'*) et ressemble en cela à celle des Macroures. Elle émet d'abord quelques rameaux qui se rendent dans la membrane dorsale sous la carapace, pénètre dans le premier anneau abdominal et aussitôt se bifurque pour donner deux grosses branches latérales qui suivent les côtés du tube digestif et se prolongent

(1) Pendant le dépôt de ce travail j'ai eu l'occasion de montrer : 1° que dans un Thalassinidé, la Gébie deltura, l'artère abdominale inférieure ne s'étend pas au-delà du quatrième anneau abdominal, toute la partie supérieure de l'abdomen se trouvant irriguée par l'artère abdominale seule (*Sur l'organisation de la Gebia deltura*. Bull. soc. philomath. de Paris (8), t. II, p. 46); 2° que chez des Paguriens assez voisins encore des Thalassinidés, le Paguriste maculé, par exemple, il existe encore un rudiment de l'artère abdominale inférieure dans le premier anneau, et que la branche dorsale de l'artère abdominale inférieure irrigue les deux derniers anneaux (*Variations progressives de l'appareil circulatoire artériel chez les Crustacés anomoures, ibid.*, p. 179).

(2) Swammerdam, *loc. cit.*, p. 122.

(3) Meckel, *Traité général d'anatomie comparée*, 1837, t. IX.

(4) *Le règne animal distribué d'après son organisation* (*Crustacés*, Atlas, pl.).

jusqu'à l'extrémité du telson. Ces deux branches émettent sur leur bord externe des rameaux sensiblement pairs qui se rendent en dehors dans les anneaux et dans les appendices qu'ils portent; en dedans elles offrent de nombreuses ramifications, pour la plupart très petites, et destinées aux parois de l'intestin, aux ganglions nerveux ainsi qu'aux muscles faiblement développés de la région dorsale. L'artère abdominale inférieure occupe très sensiblement la ligne médiane ventrale; dès qu'elle atteint le deuxième segment abdominal, elle envoie un puissant rameau vers la droite, et ce rameau débouche à plein canal dans la branche droite de l'artère abdominale supérieure, au niveau du point de départ de la patte antérieure; un peu plus loin, un rameau égal se rend à la branche gauche, à peu près au même niveau. Ces anastomoses constituent, avec les deux artères dorsale et ventrale, un collier péri-intestinal à peu près localisé dans le deuxième anneau; après qu'elle les a formées, l'artère ventrale se continue en arrière sans occuper aussi exactement la ligne médiane, elle envoie quelques autres rameaux anastomotiques aux branches de l'artère dorsale et vient se jeter, par sa terminaison principale, dans l'une ou l'autre des deux branches, vers l'extrémité postérieure du cinquième anneau. Outre ses rameaux d'anastomose, elle émet de nombreux ramuscules essentiellement destinés au tube digestif et aux muscles ventraux ; ces ramuscules contractent de nombreuses relations et forment à vrai dire un réseau intestinal; en arrière du cinquième anneau, les fines branches terminales de l'artère ventrale se confondent si bien avec les ramuscules internes de l'artère dorsale, qu'il est matériellement impossible de déterminer la portion du système qui appartient à l'un ou l'autre de ces deux vaisseaux (1).

(1) La Galathée porte-écailles (*Galathea squammifera*) a une circulation abdominale absolument semblable à celle des Porcellanes; mais n'ayant pas eu jusqu'ici plus d'un échantillon vivant, il m'a été impossible de mettre en évidence les relations de l'artère abdominale inférieure avec les deux

Quoique plus éloignés des Macroures que les Porcellanes, les Corystes ont un appareil circulatoire qui se rapproche notablement de celui des premiers. Dans le Coryste denté (Pl. X, fig. 19), en effet, on constate non seulement une prédominance excessive de l'artère (*d*) dorsale sur l'artère ventrale (*d'*), mais ces deux vaisseaux occupent en outre à peu près exactement la ligne médiane abdominale, jusqu'au milieu du cinquième segment; à partir de ce point, l'artère dorsale se divise en deux branches latérales, comme dans les Porcellanes, et l'artère ventrale cesse de rester distincte par le procédé que nous indiquerons plus loin. D'ailleurs, dans le deuxième anneau, l'artère ventrale se bifurque et envoie sa branche la plus importante soit à droite, soit à gauche dans le vaisseau, issu de l'artère dorsale, qui se rend à la patte du côté correspondant. C'est à partir de ce point que se fait le mélange du sang entre les deux vaisseaux principaux de l'abdomen, et il ne sera pas inutile de remarquer que ce mélange s'effectue à la même place dans les Porcellanes. Dans beaucoup d'individus, j'ai observé au même niveau une petite branche qui réunissait l'artère ventrale au vaisseau destiné à la patte du côté opposé; il se forme alors un collier péri-intestinal asymétrique.

Avant de pénétrer dans l'abdomen, l'artère dorsale émet une paire de gros vaisseaux qui se rendent en arrière dans la membrane tégumentaire de la carapace; elle donne ensuite, en dehors de quelques artérioles secondaires, une paire de troncs destinés aux cinq premiers anneaux de l'abdomen. A partir du cinquième anneau, on le sait, l'artère se bifurque, et ses branches, placées sur les côtés de l'intestin, émettent des rameaux plus petits et plus nombreux, tant internes qu'externes. Les branches issues de l'artère abdominale se rendent aux pattes abdominales, aux anneaux abdominaux, à l'intestin et aux muscles dorsaux peu développés; dans les deux derniers anneaux, ils irriguent la face

branches de l'artère abdominale supérieure (*Observations préliminaires sur l'anatomie des Galathées*, Bull. soc. philomatique de Paris (8), t. II, p. 56).

dorsale comme la face ventrale, ce qui tient à la disparition de l'artère ventrale dans le cinquième anneau.

L'artère ventrale n'émet pas des branches aussi régulièrement que l'artère dorsale; ses ramifications sont nombreuses, et destinées surtout à la face ventrale de l'intestin. Elles présentent les dispositions caractéristiques suivantes : une paire de branches au moins se distribue au premier anneau, une très forte branche (celle dont il a été question plus haut) débouche dans l'artère dorsale au niveau du deuxième anneau ; dans chacun des deux anneaux suivants, une ou deux paires de rameaux se rendent dans les branches paires correspondantes de l'artère dorsale, enfin dans le cinquième anneau, l'artère se termine par une bifurcation dont les branches, déjà très petites, présentent les mêmes rapports, et envoient en arrière quelques artérioles sur la portion terminale de l'intestin. Ajoutons, et ceci est important, que les deux artérioles du premier anneau, dans le mâle, se rendent aux pattes correspondantes; dans le premier anneau par conséquent, c'est l'artère ventrale qui irrigue les appendices, partout ailleurs en arrière l'irrigation est mixte. — Comme de coutume, les artérioles intestinales s'anastomosent fréquemment en réseaux.

Les Atélécycles sont très voisins des Corystes et il suffira de jeter un coup d'œil sur leur appareil circulatoire pour s'en convaincre. Dans l'Atélécycle ensanglanté (Pl. X, fig. 18), par exemple, l'artère ventrale (*d*) suit à peu près exactement la ligne médiane mais se prolonge jusque dans le sixième segment abdominal; l'artère dorsale (*d*) se poursuit, comme dans les Corystes, jusque dans le cinquième anneau avant de se bifurquer, mais elle n'occupe plus la ligne médiane et se place, tantôt sur le côté droit, tantôt sur le côté gauche de l'intestin ; elle devient, en un mot, complètement asymétrique et cette disposition a pour résultat de rendre également asymétriques les deux branches qui la prolongent jusqu'à l'extrémité de l'abdomen, et les rameaux pairs qu'elle distribue dans chacun des segments. Les anastomoses qui existent

entre l'artère dorsale et l'artère ventrale sont nulles ou très peu développées dans les cinq premiers segments; dans le sixième, l'artère ventrale se recourbe assez brusquement à droite ou à gauche, et débouche à plein canal dans la branche de l'artère dorsale située sur le côté correspondant; un prolongement de l'artère se poursuit un peu plus loin en arrière et se jette dans la branche du côté opposé. La première paire de pattes du mâle m'a paru généralement irriguée par le vaisseau dorsal; toutefois, dans un individu, l'artère dorsale irriguait la patte du côté droit et l'artère ventrale celle du côté gauche. Dans tous les cas, il y a là une différence essentielle avec les Corystes.

Dans le Grapse varié (Pl. XI, fig. 34) l'artère ventrale (*d'*) n'est pas sensiblement moins symétriquement située que dans l'espèce précédente; mais elle s'ouvre déjà dans l'artère dorsale au niveau du cinquième anneau, ce qui rappelle les Corystes. Quant à l'artère dorsale (*d'*), son asymétrie est frappante dès l'origine et se complique encore par la suite. Rejetée à droite ou à gauche de l'intestin, elle se bifurque dès le troisième anneau; une de ses branches semble continuer l'artère sur le même côté de l'intestin, l'autre passe obliquement d'avant en arrière sur le dos de cet organe et le suit parallèment dès qu'elle atteint le côté opposé. L'artère dorsale émet une paire de troncs principaux externes dans chaque segment, soit directement, soit par l'intermédiaire des branches issues de sa bifurcation. Comme de coutume ces branches externes se rendent aux anneaux et aux pattes abdominales correspondantes, comme de coutume aussi les branches de l'artère émettent sur leur face interne des rameaux plus petits qui se distribuent de la même manière que dans les types précédents.

Quant à l'artère ventrale, elle n'émet pas d'anastomoses importantes avant le cinquième anneau; arrivée là, elle se bifurque comme l'artère dorsale en deux branches inégales qui reviennent un peu en avant et se jettent l'une à droite, l'autre à gauche, dans la branche correspondante de l'artère

dorsale. Il ne sera pas inutile d'ajouter à cette description que l'artère ventrale envoie ordinairement une forte branche en arrière, à partir du deuxième anneau et que, chez le mâle, elle fournit les troncs nourriciers de la première paire de pattes. L'artère dorsale, d'ailleurs, avant de pénétrer dans l'abdomen, émet un certain nombre de branches importantes chargées de l'irrigation des téguments dorsaux postérieurs.

Dans l'irrigation de l'abdomen, les Portunes se font remarquer par un certain nombre de caractères parfaitement tranchés : l'artère dorsale, déjà sensiblement asymétrique dans le premier anneau de l'abdomen, devient complètement asymétrique dans le second, se place sur un des côtés de l'intestin et se bifurque dans le cinquième anneau; l'artère ventrale se trifurque dès le premier anneau, sa branche médiane, de beaucoup la plus grêle, se poursuit plus ou moins régulièrement en arrière sur la face ventrale de l'intestin, tandis que ses deux branches latérales, beaucoup plus importantes, vont se jeter dans l'artère dorsale ou dans ses rameaux essentiels au niveau du deuxième segment.

Dans les individus mâles que j'ai étudiés, du Portune ridé (*Portunus corrugatus*) (Pl. X, fig. 22), le prolongement médian de l'artère ventrale se suivait distinctement en arrière, sur la ligne médiane, jusque dans le sixième segment, et se mettait en relation, par d'assez nombreuses anastomoses, avec les rameaux pairs de l'artère dorsale. Si l'on considère que ce prolongement médian est très grêle à son origine et qu'il reçoit des branches anastomotiques presque aussi importantes que lui, on sera porté à conclure qu'une partie du sang de l'artère dorsale reflue dans l'artère ventrale et sert à l'alimenter. Les deux troncs latéraux de la bifurcation antérieure se comportent à peu près de la même manière l'un et l'autre ; le droit envoie un fort rameau dans la première patte du mâle et va se jeter dans la branche de la deuxième patte, issue de l'artère dorsale; le gauche se comporte de même, mais, en raison de

l'asymétrie de l'artère dorsale, il va se jeter directement dans ce dernier vaisseau et ferme ainsi le collier vasculaire péri-intestinal.

Dans les mâles du Portune étrille, la disposition est très sensiblement la même, mais le prolongement médian de l'artère ventrale se continue moins loin en arrière, et ses deux rameaux latéraux vont rejoindre les branches latérales de l'artère dorsale. En dehors de la distribution qui leur est propre, et qui se rattache à l'irrigation des quatre paires de fausses pattes, les femelles ressemblent beaucoup aux mâles, mais se font remarquer par une division peut-être plus rapide du prolongement médian de l'artère ventrale. Je n'insiste pas sur les autres différences que j'ai observées, car elles sont du domaine des variations individuelles.

Il n'est pas difficile de reconnaître dans le Crabe enragé (Pl. VIII, fig. 7 et 8) un plan d'irrigation construit sur le même type que celui des Portunes. L'asymétrie de l'artère dorsale (*d*) se prononce énergiquement dès le bord postérieur du thorax, et l'on voit ce vaisseau occuper le côté droit ou le côté gauche de l'intestin, aussitôt qu'il a pénétré dans le premier anneau abdominal, et presque aux points où il émet les deux branches puissantes (*a*, *a'*) destinées à cet anneau et à la membrane de la carapace. Arrivée dans le cinquième segment, l'artère se bifurque, suivant le procédé maintenant devenu normal, une des branches continuant l'artère sur le même côté de l'intestin, l'autre se dirigeant transversalement du côté opposé, pardessus l'intestin, et suivant ensuite ce dernier.

L'artère ventrale est également asymétrique dès le premier anneau. Elle émet d'abord une branche assez importante qui se dirige du côté de l'intestin opposé à l'artère dorsale ; cette branche envoie d'abord en arrière un fin prolongement médian qui continue l'artère ventrale dans sa direction, elle donne ensuite l'artère nourricière de la première patte du mâle et se jette, plus en arrière, dans la branche de l'artère dorsale destinée à la deuxième patte du même côté. Après avoir émis cette branche importante,

l'artère ventrale se dirige du même côté que l'artère dorsale, émet chemin faisant l'artère nourricière de la première patte du même côté dans le mâle, donne même naissance à l'artère de la deuxième patte et débouche ensuite, à plein canal, dans l'artère dorsale.

Le collier vasculaire péri-intestinal est donc très fortement indiqué dans le Crabe enragé mâle, il se complique d'ailleurs d'anastomoses secondaires issues du fin prolongement médian dont j'ai parlé plus haut. La femelle ne présente pas de différences appréciables, en dehors de celles exigées par la présence de pattes plus nombreuses et de la suppression des pattes antérieures du mâle.

Le Tourteau (*Platycarcinus pagurus*) (Pl. XI, fig. 29 et 30) est un des meilleurs types pour l'étude des relations importantes qui s'établissent dans l'abdomen entre l'artère dorsale et l'artère ventrale. Comme dans la plupart des cas, sinon toujours, ces relations sont multiples et conduisent à la formation de plusieurs colliers vasculaires péri-intestinaux, mais ici ces colliers sont nombreux, au nombre de trois ou quatre au moins, et toujours très faciles à mettre en évidence. Les relations les plus importantes entre les deux artères s'établissent dans le troisième segment; l'anse anastomotique est énorme et on la voit très bien, par transparence, même sur de très petits tourteaux, quand l'animal est bien injecté.

L'artère dorsale (*d*) du Tourteau, au moment de pénétrer dans l'abdomen, émet deux très grosses branches (*a'*, *a'*) qui se ramifient abondamment sur toute la région postérieure des téguments, sous la carapace. Comme dans la plupart des autres Crabes, quelques ramifications de ces branches se distribuent dans le premier segment abdominal, mais le Tourteau présente cette particularité que les deux pattes antérieures du mâle sont irriguées par ces rameaux.

A peine a-t-elle atteint le premier segment, l'artère dorsale se place un peu en dehors de la ligne médiane et se prolonge en arrière jusqu'à l'articulation qui sépare le deuxième et le troisième anneau; arrivée là elle se place

complètement sur le côté de l'intestin et se bifurque à l'extrémité postérieure du cinquième anneau ; les deux branches de la bifurcation se rendent comme de coutume à droite et à gauche de l'intestin et se prolongent en s'atténuant jusqu'à l'extrémité de l'abdomen. Quant à l'artère ventrale (*d*), elle occupe rigoureusement la ligne médiane jusqu'au point où se bifurque l'artère dorsale ; à partir de ce point, elle devient très réduite, irrégulière et se perd progressivement dans les mailles du réseau vasculaire qui enveloppe l'intestin terminal.

L'artère dorsale et l'artère ventrale restent isolées et sans aucune relation dans le premier segment de l'abdomen ; dans le deuxième, une paire d'arceaux vasculaires chez la femelle (fig. 29) et un arceau seulement chez le mâle (fig. 30) rattachent directement les deux vaisseaux sur les côtés de l'intestin ; dans le troisième c'est l'inverse qui se produit, il y a deux arceaux dans le mâle et un seul dans la femelle, mais ces arceaux ont une importance considérable ; dans le quatrième et dans le cinquième il y a deux arceaux chez le mâle et chez la femelle ; enfin dans les anneaux suivants, des relations nombreuses, mais variables et beaucoup moins importantes, s'établissent entre les deux vaisseaux par l'intermédiaire du réseau périintestinal. En général les arceaux d'anastomose partent du vaisseau ventral et débouchent à plein canal dans la branche du vaisseau dorsal qui se rend à l'appendice de l'anneau correspondant. Une mention spéciale doit être attribuée à l'arceau unique ou à l'un des deux arceaux du troisième segment ; cet arceau est aussi gros que l'artère ventrale et il se jette dans la branche appendiculaire issue de l'artère dorsale et qui est au moins aussi grosse que lui. Il est à remarquer qu'en arrière des points où elles se mettent en relation par cette branche et par l'arceau, l'artère dorsale et l'artère ventrale diminuent considérablement de volume. On verra plus loin l'importance de cette observation.

L'Eriphie front épineux (Pl. XI, fig. 33) ressemble beaucoup au Tourteau par la position générale des deux artères

abdominales, mais elle en diffère considérablement par le moins grand nombre et l'importance beaucoup plus faible des anastomoses qui les mettent en relation. L'artère dorsale (*d*) suit exactement le même trajet que celle du Tourteau, mais elle se bifurque un peu plus tôt et les deux grosses branches latérales qu'elle émet à son entrée dans le premier segment ne contractent aucune relation avec les appendices de la premère paire dans le mâle.

J'ai constaté quelques différences secondaires entre les mâles et les femelles ; je ne crois pas qu'elles soient dues à une dissection insuffisante, car j'ai eu un assez grand nombre d'individus à ma disposition et j'ai fait tout mon possible pour en tirer le meilleur parti. Dans le mâle (fig. 33), l'artère ventrale se prolonge très régulièrement, et sans diminuer beaucoup de calibre, jusqu'au milieu du cinquième anneau, elle se dirige alors du côté opposé à l'artère dorsale et débouche dans la branche correspondante issue de la bifurcation de cette artère. Quelques anastomoses moins importantes peuvent être mises en évidence dans le troisième segment. Chez la femelle, on observe à l'extrémité postérieure du troisième segment un arceau assez considérable qui met en relation les deux vaisseaux abdominaux; toutefois l'artère ventrale se continue jusqu'à la naissance du sixième segment, elle se bifurque à ce niveau, envoie ses deux branches dans les branches correspondantes de l'artère ventrale et se prolonge en arrière sous la forme d'une grêle artériole. Les faibles et peu nombreuses branches anastomotiques, qui précèdent celles que nous venons de citer, n'ont pas assez d'importance pour être mentionnées ici.

Nous avons vu dans les Porcellanes, et à un moindre degré dans les Corystes et les Atelecyclus, *une artère ventrale très réduite et une artère dorsale beaucoup plus développée;* cette différence entre les deux vaisseaux diminue progressivement à mesure qu'on s'élève des Grapses aux Portunes et au Crabe enragé; dans le Tourteau, et à moindre degré peut-être dans les Eriphies, cette différence s'est atténuée dans des

proportions considérables. Il est probable que ce mode particulier de transformation continue à évoluer quand on s'élève aux formes qui séparent les Maïas des Tourteaux, dans tous les cas nous arrivons dans le Maïa squinade à constater une différence en sens inverse : l'*artère abdominale supérieure a un calibre beaucoup plus faible que l'artère abdominale inférieure* et la prédominance de cette dernière est si grande que Milne-Edwards l'avait seule aperçue; il la considérait comme l'artère abdominale supérieure et ne trouvait pas de représentant à l'artère abdominale inférieure (1).

L'artère dorsale (abdominale supérieure) du Maïa (Pl. X, fig. 24 et pl. IX, fig. 12) prend directement son origine dans le cœur, comme chez tous les Brachyures, à droite ou à gauche de la base d'insertion de l'artère sternale. Son calibre est proportionnellement trois ou quatre fois plus faible que celui de l'artère abdominale inférieure (*d'*) dont nous parlerons plus loin. Avant de pénétrer dans l'abdomen, elle émet un certain nombre de rameaux peu importants destinés aux téguments, aux glandes génitales et même aux parois du tube digestif; elle atteint ensuite le premier segment et devient dès lors complètement asymétrique en ce sens qu'elle se place soit à droite soit à gauche du tube digestif. D'ailleurs elle ne se prolonge pas très loin sous la forme d'artère indépendante; arrivée vers le milieu du deuxième segment, elle débouche à plein canal dans un des troncs appendiculaires de l'artère ventrale, mais elle envoie en arrière une branche accessoire qui est parallèle à cette dernière et qui finit par s'y jeter à son tour dans le quatrième ou dans le cinquième segment.

L'artère ventrale prend son origine sur l'artère sternale à une assez grande distance en arrière et au-dessus de la masse ganglionnaire; elle se bifurque en deux branches

(1) Audouin et Milne-Edwards, *Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation des Crustacés* (Ann. sc. nat., t. II, 1827, p. 365).

inégales et sensiblement parallèles dès le premier segment, mais la branche la plus faible, assez considérablement atténuée il est vrai, finit par rejoindre la branche principale en arrière, à peu près au niveau du point où celle-ci reçoit la branche accessoire de l'artère dorsale. Ainsi reconstituée et présentant des dimensions encore assez fortes, l'artère ventrale se dirige en arrière et se divise en deux branches qui suivent les côtés de l'intestin terminal jusqu'à l'extrémité de l'abdomen.

L'artère ventrale émet une paire de rameaux principaux par segment, comme l'artère dorsale des Brachyures précédemment étudiés ; ce sont ces rameaux qui irriguent toujours les appendices abdominaux. Dans le premier anneau les appendices (individus mâles) sont exclusivement irrigués par l'artère ventrale, mais dans les anneaux suivants il y a anastomoses à plein canal entre les rameaux principaux de l'artère ventrale et les branches les plus importantes de l'artère dorsale. Ces anastomoses constituent une série de trois ou quatre colliers vasculaires péri-intestinaux ; l'irrigation est mixte, dans les anneaux correspondants et, à vrai dire, l'artère ventrale n'existe plus guère sous la forme de vaisseau indépendant en arrière du deuxième segment. Les figures 12, Pl. IX et Pl. X, fig. 24) mettront en évidence un grand nombre de détails qui occuperaient trop de place dans une description.

Quelques différences de second ordre s'introduisent, sous la forme de variations individuelles, dans le type général qui vient d'être esquissé. Dans le mâle (Pl. IX, fig. 12), par exemple, on observe parfois que les deux branches de l'artère ventrale (*d'*), issues de la bifurcation du premier segment, ont un volume presque égal, se prolongent très loin en arrière, se mettent en relation par des branches transversales et se réunissent à l'extrémité du cinquième anneau à peu près au point où se bifurque définitivement le tronc ainsi reconstitué. Parfois aussi les deux branches ne se mettent pas en relation par des anastomoses transversales bien importantes et il faut ajouter que dans quelques individus je n'ai pas vu l'artère dor-

sale (*d*) envoyer, en arrière du second anneau, la branche accessoire signalée précédemment. Dans la femelle, les variations m'ont paru beaucoup moins considérables; j'ai vu parfois la branche la moins importante, formée par la première bifurcation de l'artère dorsale, se terminer dans la patte du troisième anneau et se relier avec l'autre branche par des anastomoses secondaires; j'ai observé aussi, comme dans le mâle, une réduction excessive de la branche accessoire formée par l'artère ventrale, mais les autres variations étaient sans grande importance et rentraient dans le type général représenté par la figure 24, pl. X.

Dans tous les cas, on arrive à tirer de cette étude une conclusion singulièrement frappante, c'est que l'artère ventrale, ayant acquis le volume et les proportions dévolus d'abord à l'artère dorsale, a pris en même temps ses fonctions, son asymétrie, et son mode de division, tandis que l'artère dorsale, de son côté, se comporte à peu près exclusivement comme l'artère ventrale des autres Brachyures. On peut exprimer ce fait curieux en disant que *dans le Maïa l'artère dorsale et l'artère ventrale ont interverti leurs dimensions et leurs rôles*, et pour se convaincre de la vérité de cette proposition, il suffira de jeter un coup d'œil sur la série des figures qui représentent la circulation abdominale dans les Maïas et dans les autres Brachyures.

Les Sténorhynques ne diffèrent pas essentiellement des Maïas sous le rapport de l'appareil circulatoire abdominal. Dans le Sténorhynque faucheur, l'artère dorsale est beaucoup plus petite que l'artère ventrale, mais il n'y a peut-être pas autant de différences entre les deux vaisseaux que dans le Maïa. Elle émet d'abord une paire de rameaux destinés aux téguments et aux organes de la région thoracique postérieure, elle pénètre dans l'abdomen en suivant à peu près la ligne médiane et débouche à plein canal dans une des deux branches latérales de l'artère ventrale. Je n'ai pas observé la branche accessoire citée dans le Maïa, mais l'abdomen du Sténorhynque est très petit, d'une étude fort

difficile et il peut se faire que cette branche m'ait échappé. Dans les individus que j'ai étudiés, l'abdomen n'avait pas 1 centimètre de longueur, sa largeur était de quelques millimètres à peine.

L'artère ventrale se divise dans le premier segment en deux branches parallèles un peu inégales. C'est la branche la plus faible qui reçoit en général le vaisseau dorsal; l'autre se bifurque à l'extrémité du cinquième anneau et les deux troncs issus de cette ramification définitive se poursuivent jusqu'à l'extrémité de l'abdomen à droite ou à gauche de l'intestin. La branche la moins importante de la première bifurcation vient se jeter dans le tronc du même côté qui paraît en être la continuation. La même disposition s'observe à quelques différences près dans certains individus de Maïa et la figure que Milne-Edwards a consacrée à cet animal donnerait une très bonne idée générale de la circulation abdominale des Sténorhynques si l'artère dorsale se trouvait représentée (1). On trouve fréquemment, dans les Sténorhynques, d'importantes anastomoses transversales entre les branches issues de la bifurcation première; on a vu qu'une pareille disposition pouvait se présenter aussi dans le Maïa.

Avec les Pises (Pl. XI, fig. 35), nous paraissons rétrograder et retourner aux Brachyures des autres familles. Dans la Pise de Gibbs, en effet, l'artère dorsale l'emporte sur l'artère ventrale, la différence n'est pas très grande, il est vrai, mais elle existe très nettement et mérite d'être signalée. Concurremment à ce fait, il faut en citer un autre qui paraît être la conséquence du premier, si l'on en juge du moins par les dispositions observées chez les autres Brachyures : l'artère ventrale et l'artère dorsale se mettent directement en relation dès la naissance du second anneau, mais la première envoie en arrière un prolongement assez grêle qui se continue sur la ligne médiane et se jette, vers le milieu du sixième segment, dans l'une des branches de la bifurcation terminale de l'ar-

(1) Milne-Edwards, *Histoire naturelle des Crustacés*, pl. V, fig. 1.

tère dorsale. Cette dernière se place sur l'un des côtés de l'intestin dès son entrée dans l'abdomen ; elle émet d'abord une forte branche qui se continue du côté opposé jusque dans le troisième anneau ; arrivé dans le deuxième anneau, elle se réunit à l'artère ventrale et le tronc commun ainsi formé présente cette particularité importante qu'il est à peine aussi gros à lui seul que l'un des deux vaisseaux. Dans le troisième anneau ce tronc commun envoie du même côté un gros prolongement jusqu'à l'extrémité du cinquième anneau ; il passe d'ailleurs du côté opposé et se bifurque définitivement, suivant le mode normal, vers le milieu de ce dernier anneau. L'artère ventrale irrigue les pattes du premier anneau chez le mâle, tous les autres appendices sont irrigués par l'artère dorsale. D'ailleurs quelques variations de second ordre peuvent s'introduire, surtout chez la femelle, dans le schéma général que nous venons d'indiquer ; on pourrait toutefois donner une notion assez exacte de la circulation abdominale des Pises en disant qu'elle se présente sous la forme naturelle d'un appareil transitoire entre celui des Eriphies et celui des Maïa : pour être plus précis, on pourrait la comparer à la circulation abdominale renversée des Maïa.

Généralisation et conséquences. — A la suite de cette longue étude sur la circulation abdominale, un fait important se dégage au premier abord et prime complètement tous les autres : c'est *la présence chez tous les Décapodes, à l'exception des Pagures*, de deux artères abdominales, l'une supérieure, *l'autre inférieure*. Contrairement à ce qu'on aurait pu croire, grâce aux travaux antérieurs, le Maïa n'échappe pas à cette règle et l'on doit considérer comme une artère abdominale inférieure le gros vaisseau considéré jusqu'ici comme une artère abdominale supérieure, cette dernière se trouvant représentée sous la forme d'un petit vaisseau médian qui tire directement son origine du cœur, et qui n'avait pas été aperçu jusqu'ici. Tous les Crabes de la famille des Oxyrhynques, dont j'ai pu me procurer des

exemplaires vivants, Sténorhynques, Inachus, Pises, sont absolument conformes à la règle et ne diffèrent du Maïa que par des détails relativement peu importants.

Une autre loi non moins évidente se dégage également de l'étude précédente; on peut l'exprimer en disant que, chez tous les Décapodes, *des communications importantes mettent en relation immédiate l'artère abdominale supérieure et l'artère abdominale inférieure.* Ces communications s'établissent de la manière suivante : en un point de l'abdomen, variable suivant les groupes, les deux artères se mettent en relation, à droite et à gauche, par des anneaux vasculaires latéraux qui forment souvent autour de l'intestin un ou plusieurs colliers vasculaires péri-intestinaux. Par l'intermédiaire de ces arceaux, les artères débouchent l'une dans l'autre à plein canal; du reste les arceaux ne sont ordinairement pas également importants à droite et à gauche; l'un est dans la plupart des cas beaucoup plus réduit que l'autre, parfois même cet arceau devient très grêle et doit se réduire même, très rarement il est vrai, à de fines anastomoses qu'il n'est pas toujours possible de mettre facilement en évidence.

Les relations anatomiques entre les deux artères s'établissent toujours en arrière de la chaîne ganglionnaire nerveuse. Chez les Macroures, en effet, les deux vaisseaux communiquent entre eux dans le sixième segment abdominal, immédiatement en arrière du dernier ganglion nerveux, il en est à plus forte raison de même dans les Brachyures, puisque les ganglions de la chaîne nerveuse, chez ces animaux, sont tous ensemble réunis dans une seule masse située dans la région thoracique. La Porcellane à pinces plates, toutefois, fait exception à la règle que nous venons de citer; les relations les plus importantes entre les deux artères s'établissent en avant du dernier ganglion nerveux, ce qui tient uniquement à ce fait que l'évolution du système nerveux, dans cette espèce, est en retard sur l'évolution de l'appareil circulatoire; la Porcellane à pinces plates a, comme on l'a vu, un appareil circulatoire de Brachyure, mais elle possède en même temps

une chaîne ganglionnaire abdominale comme les Macroures (1). Il n'en serait évidemment pas de même dans la Porcellane à longues cornes (Porcellana longicornis), puisque dans cette espèce, la chaîne ganglionnaire abdominale s'est retirée tout entière dans le thorax. Si maintenant on se demande quelle est la raison des anastomoses précédentes, on sera naturellement enclin à l'attribuer au grand aplatissement de l'abdomen et l'on admettra que *les deux vaisseaux, ayant à irriguer des parties très voisines* (*les faces dorsale et ventrale*), *se confondent au moment où elles vont pénétrer dans ces parties*. Pour vérifier cette hypothèse il suffira de jeter un coup d'œil sur les principales anastomoses abdominales. Dans les Macroures, où l'abdomen est renflé sur toute sa longueur, sauf en avant de la rame caudale, le collier péri-intestinal se forme justement à la base de cette rame dans le sixième anneau abdominal et l'on voit les nombreuses artérioles de la rame partir des arceaux qui forment le collier sans qu'il soit possible de les attribuer avec plus de raison à une artère qu'à l'autre. D'un autre côté, à peine l'abdomen se réduit-il en une mince lamelle, qu'on voit les anastomoses ou le collier devenir immédiatement plus nombreux et plus rapprochés du premier anneau abdominal. Dans la Porcellane à pinces plates le collier le plus important se forme déjà dans le deuxième anneau abdominal, sans préjudice d'un certain nombre d'autres anastomoses plus ou moins importantes rejetées plus loin en arrière, et pourtant cette Porcellane ressemble encore énormément aux Macroures, par son système nerveux et par sa rame caudale; mais il a suffi que l'abdomen devînt lamelleux pour que l'on passât brusquement au déplacement antérieur et à la multiplication des anastomoses.

Avant d'avoir étudié les Porcellanes je supposais qu'il serait possible de trouver une progression dans le déplacement des anastomoses les plus importantes et je pensais

(1) E.-L. Bouvier, *Le système nerveux des Crustacés décapodes et ses rapports avec l'appareil circulatoire* (Ann. sciences nat., 7e série, t. VII, pl. VII, fig. 9).

qu'elles devaient d'autant plus s'avancer en avant qu'on se rapprochait davantage des Brachyures les plus élevés dans la série (1). Les Porcellanes montrent qu'il n'en est pas ainsi et cela tient à l'aplatissement brusque de l'abdomen dès qu'on atteint le type de brachyure ; toutefois cette règle d'évolution n'est pas complètement fausse, autant du moins que j'ai pu en juger d'après mes recherches.

Les Atélécycles, les Corystes et les Grapsus se rapprochent assez étroitement Porcellanes. Dans les Atélécycles, la fusion des deux artères s'effectue à plein canal dans le sixième anneau (Pl. X, fig. 18); d'ailleurs quelques anastomoses de moindre importance existent entre les deux vaisseaux dans les segments antérieurs, quelquefois même la fusion se produit à l'extrémité postérieure du cinquième anneau. Dans les Grapses, la fusion s'établit encore dans le cinquième anneau (Pl. XI, fig. 34), elle s'effectue au contraire dans le deuxième chez les Corystes (Pl. X, fig. 19), mais des anatomoses importantes existent en outre dans les trois anneaux suivants.

Entre les Maïas et les formes que nous venons de citer se placent comme des intermédiaires naturels, les Carcins, les Portunes, les Platycarcins et les Eriphies. Dans les Eriphies l'anastomose la plus importante s'établit à l'extrémité postérieure du cinquième anneau (Pl. XI, fig. 33), chez les Platycarcins dans le troisième (Pl. XI, fig. 29, 30), chez les Carcins (Pl. VIII, fig. 7 et 8) et chez les Portunes (Pl. X, fig. 22) dans le deuxième. L'irrégularité réapparaît par conséquent ici. Elle fait place au contraire à une confirmation absolue dès qu'il s'agit des Crabes de la famille des Oxyrhynques, c'est-à-dire de ceux qui se placent naturellement au sommet de la série ; dans les Maïas (Pl. IX, fig. 12), les Sténorhynques et les Pises (Pl. XI, fig. 35) la première anastomose, de beaucoup la plus importante, se réalise dans le deuxième anneau et l'on observe en même temps quelques anastomoses postérieures de moindre importance.

(1) E.-L. Bouvier, *Sur l'appareil circulatoire des Maïa, Grapsus, Sténorhynques, Pagurus*, etc. (Bull. soc. philom. de Paris, 7e série, t. XII, p. 68).

La transformation de l'abdomen en lamelle, chez les Brachyures, a entraîné une modification curieuse qu'il est nécessaire de signaler ici. On sait que *chez les Macroures l'irrigation de l'abdomen par ses artères est complètement symétrique*, les deux vaisseaux abdominaux occupant rigoureusement la ligne médiane. On avait admis jusqu'ici qu'il en est de même chez les Brachyures, car la figure du Maïa, donnée par Andouin et Milne-Edwards, représente en effet une irrigation symétrique de l'abdomen. En réalité, l'*asymétrie la plus complète existe dans la distribution des artères abdominales des Brachyures*, mais cette asymétrie se développe progressivement et frappe inégalement les deux artères. Comme elle est due, en effet, à l'aplatissement de l'abdomen, elle se manifeste d'abord dans l'artère dorsale, qui est généralement grosse et descend de la face dorsale sur les côtés de l'intestin ; l'artère ventrale n'est frappée que plus tard, car elle est très petite chez les Brachyures inférieurs et peut occuper sans prendre beaucoup de place la face ventrale de l'intestin. Ces considérations se trouvent justifiées d'ailleurs par un ensemble de détails qui lui donnent un caractère de vérité très frappant; ainsi chez les Brachyures les derniers segments de l'abdomen présentent toujours une circulation irrégulière et excentrique ou au moins un dédoublement des vaisseaux parce que ses segments sont beaucoup plus minces que les autres ; ainsi encore, et pour une raison contraire, l'asymétrie est très rare dans le premier et parfois même dans les deux premiers anneaux de l'abdomen ; enfin on remarquera que l'artère dorsale devient immédiatement asymétrique, comme l'artère dorsale, aussitôt qu'elle prend un volume égal ou supérieur à celle-ci (Maïa, Sténorhynque). Dans les Pisa, sa portion antérieure est très grosse, et présente une asymétrie très marquée, mais le fin prolongement qu'elle émet reste sur la ligne médiane et se prolonge très loin en arrière, sur le côté ventral de l'intestin.

Nous avons dit plus haut que l'asymétrie des artères ab-

dominales, chez les Brachyures, se développe assez progressivement à mesure qu'on s'éloigne des Macroures. Il est frappant, en effet, de voir les deux artères rester très sensiblement médianes et parallèles jusqu'au milieu du cinquième segment dans les Corystes (fig. 19), et présenter une disposition assez peu éloignée de la précédente (surtout pour l'artère ventrale) dans les Atélécycles (fig. 18). Dans les Grapses (fig. 34) l'artère ventrale garde à peu près la même disposition que dans les deux genres précédents, mais l'artère dorsale est déjà nettement asymétrique dès l'origine de l'abdomen. Il en est à peu près de même dans les Portunes (fig. 22), les Carcins (fig. 7 et 8) et les Platycarcins (fig. 30), mais l'asymétrie se prononce déjà dès les premiers anneaux et dans les deux artères, chez tous les Oxyrhynques que j'ai étudiés et chez ces derniers, ce sont encore les Pises qui présentent la plus faible asymétrie dans l'artère ventrale (fig. 35). Du reste, la progression dans l'asymétrie n'est pas aussi parfaite qu'on pourrait le croire, puisque l'évolution est ici compliquée par le phénomène rapide et brutal de l'aplatissement abdominal. C'est ainsi que les Eriphies se rapprochent beaucoup, à cet égard, des Atélécyales, c'est ainsi encore que les Porcellanes (fig. 23) se font remarquer par la bifurcation rapide de l'artère dorsale et par l'irrégularité assez grande de l'artère ventrale.

Une autre disposition non moins générale est en rapport avec l'aplatissement de l'abdomen et avec l'asymétrie qui en résulte : *c'est la bifurcation plus ou moins rapide, chez tous les Brachyures sans exception, de l'artère abdominale supérieure.* Généralement cette bifurcation se produit à la naissance du sixième anneau abdominal, région où l'abdomen commence à être dépourvu de pattes et à être plus mince que partout ailleurs ; quelquefois pourtant elle est beaucoup plus rapide et se produit dès le premier anneau (Porcellane) ; dans les Pises la bifurcation terminale est précédée par une autre bifurcation importante qui se produit dans le premier anneau ; chez les autres Oxyrhynques (Maïa, Sténorhynque)

c'est l'artère ventrale qui présente la même disposition, car elle a pris le développement et les fonctions de l'artère dorsale des autres Brachyures.

Dans l'épais et volumineux abdomen des Macroures, l'artère abdominale supérieure a un rôle prépondérant en ce sens qu'elle irrigue la plus grande partie de l'énorme masse musculaire qui remplit les anneaux; c'est elle aussi, comme on sait, qui émet les artères des fausses pattes abdominales et, quand l'occasion s'en présente (Pagures) les artères des glandes génitales et du foie rejetés dans cette région. L'artère ventrale, par contre, n'a qu'une importance réduite, la région qu'elle irrigue se limitant à peu près à la chaîne nerveuse et à la couche mince des muscles ventraux.

En dépit de la suppression partielle des causes qui l'ont produite et notamment de la disparition presque totale des muscles abdominaux, la prédominance de l'artère dorsale sur l'artère ventrale, chez les Brachyures les plus voisins des Macroures, persistera par un phénomène naturel d'hérédité. C'est ainsi que dans les Porcellanes, et à un moindre degré dans les Corystes, dans les Atélécycles et dans les Grapses les dimensions relatives des deux artères seront très sensiblement les mêmes que dans les Macroures.

Il est clair toutefois que cet état ne saurait persister à mesure qu'on s'élève dans la série ascendante des Brachyures. Du moment que les muscles importants qu'elle irrigue chez les Macroures ont à peu près complètement disparu, l'artère dorsale n'a et ne peut plus avoir qu'un rôle très faible à jouer. Elle doit donc se réduire dans des proportions considérable et ses proportions devront tendre à se rapprocher des proportions beaucoup plus faibles de l'artère ventrale C'est ce que l'on constate, en effet, mais on va voir que l'explication tirée de l'atrophie des muscles est complètement insuffisante pour donner la raison des transformations relatives qui se produisent dans les artères dorsales et ventrales de l'abdomen des Brachyures.

La réduction des muscles, en effet, ne s'est pas unique-

ment produite sur les muscles irrigués par l'artère dorsale, elle a également frappé, dans une certaine mesure, la portion des muscles ventraux en relation avec l'artère ventrale. Le dernier vaisseau, par conséquent, devrait se réduire dans des proportions correspondantes et si l'on songe aux faibles dimensions qu'il présente chez les Macroures, on est porté à conclure que sa réduction le rendrait beaucoup plus faible encore et pour ainsi dire imperceptible, au moins dans les petites espèces.

Or l'observation montre que non seulement il n'en est pas ainsi, mais que l'*artère ventrale, à mesure qu'on s'élève dans la série des Brachyures, s'accroît dans des proportions égales à la diminution subie par l'artère dorsale;* ce que l'on peut exprimer sous une forme plus succincte en disant que le volume de l'*artère ventrale est à peu près exactement l'inverse du volume de l'artère dorsale.*

C'est là en réalité, non une hypothèse, mais un principe parfaitement établi par les faits. Nous savons déjà que les artères dorsale et ventrale des Porcellanes présentent, par hérédité, des proportions à peu près semblables à celles que nous ont offertes les Macroures : nous savons aussi que chez les Corystes (Pl X, fig. 19) et les Atélécycles, et à un degré un peu plus faible déjà dans les Grapses, ces proportions n'ont pas très sensiblement changé. Dans les Portunes (Pl. X, fig. 22) et dans les Carcins l'artère ventrale a notablement augmenté de calibre, mais l'artère dorsale a diminué d'autant; les différences s'atténuent bien plus encore dans les Platycarcins (Pl. XI, fig. 29 et 30) et restent à peu près les mêmes dans les Eriphies. Aussitôt que nous entrons dans la famille des Oxyrhynques nous voyons les différences s'atténuer d'abord dans des proportions énormes, puis changer finalement de sens : dans les Pises (Pl. XI, fig. 35) l'artère dorsale est encore un peu plus grosse que l'artère ventrale, mais il n'y a pas de différence bien grande entre le volume des deux vaisseaux; dans les Sténorhynques on voit déjà l'artère ventrale prédominer sur la dorsale et enfin, dans le

Maïa (Pl. IX, fig. 12 et pl. X, fig. 15), l'artère ventrale prend un développement si considérable aux dépens de l'artère dorsale que celle-ci n'avait pas été aperçue jusqu'ici par les observateurs qui ont étudié cet animal.

Je tiens à faire observer, encore une fois, que ces variations de calibre des deux artères ne sont pas *relatives* et dues seulement à la diminution progressive de l'artère dorsale ; elles sont *absolues* et correspondent réellement à une diminution progressive de ce dernier rameau et à une augmentation égale de l'autre. C'est ce que montrent très nettement les figures diverses qui donnent une idée de l'irrigation abdominale dans un certain nombre de Crutacés; toutes représentent l'abdomen sous les mêmes dimensions et si les variations des artères étaient relatives le calibre de l'artère ventrale, au lieu d'augmenter, devrait plutôt diminuer un peu.

Pour chercher la seconde cause, et à mon avis la plus importante, des variations inverses de volume présentées par les deux artères abdominales, il faut s'adresser à un phénomène physiologique tiré de la circulation du sang. Le Tourteau, le Crabe enragé et les Portunes serviront d'exemples typiques pour expliquer ce phénomène.

On sait que, dans le Tourteau (Pl. XI, fig. 29 et 30) l'anastomose la plus importante s'effectue dans le troisième anneau. Elle se produit par l'intermédiaire d'un arceau vasculaire qui réunit l'artère ventrale à l'artère dorsale et émet chemin faisant les artères de la patte du même côté. En arrière du point où naît cet arceau, l'artère dorsale a plutôt diminué de volume et en arrière du point où elle le reçoit l'artère ventrale a pris des proportions beaucoup plus faibles. Les mêmes faits peuvent se constater, avec une évidence peut-être encore plus grande, dans les Portunes et mieux encore, ou au moins sous une forme plus simple, dans le Crabe enragé (Pl. VIII, fig. 7 et 8). On pourrait en dire autant de tous les Crabes appartenant aux familles autres que celles des Oxyrhynques et même des Pises parmi les Crabes de cette dernière famille.

Pour expliquer ces faits on ne peut choisir qu'entre deux hypothèses: ou bien l'arceau anastomotique conduit le sang du vaisseau dorsal dans le vaisseau ventral, ou bien il le conduit dans une direction inverse. Dans l'une ou l'autre hypothèse, il devra nécessairement se produire un reflux du sang en avant parce que les deux vaisseaux, en arrière de l'arceau anastomotique, sont moins dévéloppés qu'en avant.

Il n'est pas possible d'admettre un reflux du sang en avant dans le vaisseau dorsal, ou en d'autres termes, l'arceau anastomotique ne conduit pas le sang du vaisseau ventral dans le vaisseau dorsal. Une pareille disposition, en effet, serait absolument contraire à tous les phénomènes circulatoires, car elle aurait pour résultat de refouler immédiatement dans le cœur, et sans qu'il ait servi, le sang chassé dans l'artère dorsale au moment de la diastole. Observons en effet que chaque contraction du cœur envoie, directement chez les Brachyures, indirectement chez les Macroures, une certaine quantité de sang dans l'artère dorsale; si l'arceau anastomotique conduisait du vaisseau ventral dans le vaisseau dorsal, le sang chassé par le cœur serait refoulé vers cet organe au moment même où il vient d'en sortir, et il ne pourrait y pénétrer sans forcer les valvules.

On arrive à une conclusion logique si l'on admet, au contraire, que l'arceau anastomotique fait refluer le sang de l'artère dorsale dans l'artère ventrale. Les contractions du cœur chassent le liquide nutritif, en partie dans l'artère dorsale, en partie plus grande dans l'artère sternale. Le sang de l'artère sternale se dirige en arrière et en avant, une petite quantité s'engage dans l'artère ventrale, mais la masse principale se distribue dans l'artère maxillo-pédieuse où elle trouve des voies largement ouvertes. Le sang de l'artère dorsale, de son côté, se dirige en arrière, se continue en partie dans les anneaux postérieurs de l'abdomen, en partie aussi passe dans l'arceau anastomotique et atteint l'artère ventrale ; en ce point, comme je l'ai dit plus haut, il y a nécessairement un reflux momentané, mais ce reflux n'a aucun inconvénient fonda-

mental parce que le sang de l'artère ventrale trouve une vaste issue en avant dans l'artère maxillo-pédieuse. Il est à peu près certain, d'ailleurs, que le reflux est momentané et se produit au moment de la contraction du cœur pour cesser aussitôt après.

Le mécanisme dont je viens de parler peut se réaliser chez tous les Crustacés décapodes, car il est la conséquence même des anastomoses importantes qui mettent en relation l'artère dorsale avec l'artère ventrale. On doit se demander néanmoins si le reflux présente une certaine intensité ou même s'il existe chez les Décapodes macroures. Il est utile de noter, en effet, que chez ces derniers les arceaux anastomotiques, autant du moins qu'on peut en juger d'après leurs dimensions, paraissent destinés surtout à conduire le sang dans la nageoire caudale. En outre, et cette observation ne manque pas d'importance, l'artère dorsale ne part pas directement du cœur, c'est une simple branche de l'artère sternale, de sorte que les deux vaisseaux abdominaux sont également en relation avec des voies largement ouvertes parfaitement capables d'atténuer l'effet du reflux.

Mais si le reflux dans le vaisseau ventral a une influence faible ou nulle chez les Macroures, on ne saurait contester son importance et son influence chez les Brachyures. Et bien qu'il ne soit pas, comme je l'ai dit, un inconvénient fondamental pour la circulation, il n'en est pas moins vrai qu'il donne naissance, dans la portion de l'appareil circulatoire où il se produit, *à un état d'équilibre instable dont la suppression ou au moins l'atténuation serait très avantageuse pour l'organisme.*

Or il est clair que l'atténuation se produira d'autant mieux que l'artère dorsale se réduira davantage et correspondra à une artère ventrale plus développée ; dans ces conditions, en effet, l'artère dorsale apportera une force d'impulsion moins grande et le reflux aura un calibre plus large pour s'atténuer dans l'artère ventrale. C'est dans ce sens, comme on l'a vu plus haut, que s'établit l'atténuation chez les Brachyures ; elle atteint son maximum dans les Crabes de la

famille des Oxyrhynques et notamment dans les Sténorhynques et dans les Maïas, genres qui sont caractérisés par la prédominance énorme de l'artère ventrale sur l'artère dorsale (Pl. IX, fig. 12 ; pl. X, fig. 29). L'exemple du Maïa nous montre qu'il n'y aurait qu'un pas à faire pour arriver à la suppression complète de l'équilibre instable, ce serait la suppression de l'artère dorsale, déjà très réduite, qui en est la cause. Il est possible que certains Oxyrhynques présentent cette disposition, mais je ne l'ai pas observée jusqu'ici ; dans tous les cas, c'est la voie ouverte à l'évolution pour ces animaux, et il ne paraît pas douteux qu'ils la parcourent complètement tôt ou tard.

En résumé, l'artère dorsale, chez les Brachyures, s'atténue beaucoup plus rapidement que ne l'exigerait la disparition d'une grande partie des muscles qu'elle irrigue ; l'importance qu'elle perd est acquise par l'artère ventrale qui, en même temps, acquiert ses propriétés. Nous savons en effet que les appendices abdominaux des Macroures sont irrigués par l'artère abdominale supérieure et l'on avait pensé jusqu'ici qu'il en est de même chez les Brachyures ; or l'observation et, on peut ajouter, les conclusions qui précèdent, prouvent qu'il n'en est pas constamment ainsi chez ces derniers. L'artère dorsale perd ses fonctions en même temps que son importance et l'on voit l'artère ventrale finalement irriguer les appendices abdominaux. Cela se produit d'abord assez irrégulièrement au début ; les appendices du premier anneau, chez le mâle, sont irrigués par l'artère dorsale dans les Atélécycles, les Platycarcins (fig. 29 et 30) et les Eriphies (fig. 33) ; ils sont irrigués au contraire par l'artère ventrale dans les Corystes, les Grapses, les Portunes (fig. 22) et les Carcins (fig. 7 et 8). Chez les Oxyrhynques, c'est toujours l'artère ventrale qui envoie des branches aux premiers appendices abdominaux du mâle (fig. 12 et 35). En général, les anastomoses importantes se produisent dans le deuxième ou dans le troisième segment, de sorte que ces anneaux et ceux qui suivent sont irrigués par un sang mélangé. On pourra

par conséquent esquisser l'irrigation générale de l'abdomen en disant que *les appendices abdominaux sont toujours irrigués par l'artère abdominale supérieure chez les Macroures ; chez les Brachyures les appendices de la première paire (mâles) sont tantôt irrigués par l'artère abdominale inférieure, tantôt par l'artère abdominale supérieure, tandis que les appendices et les anneaux postérieurs reçoivent en général un sang mixte formé par le mélange du sang des deux artères*. Dans les Porcellanes (fig. 23) les appendices de la première paire (mâles) reçoivent déjà un sang mixte ; dans les Eriphies (fig. 33) et les Atélécycles ils reçoivent à peu près uniquement le sang de l'artère dorsale, car l'anastomose importante s'établit seulement dans le cinquième (Eriphies) ou dans le sixième segment (Atélécycles).

J'ajouterai, pour terminer ces considérations générales, que l'artère abdominale supérieure, avant de pénétrer dans l'abdomen, émet une ou plusieurs branches qui se distribuent dans les téguments de la carapace, dans les muscles voisins, sur le tube digestif et dans les glandes génitales; que l'intestin est recouvert d'un réseau étroit de fines artérioles formé par les deux artères, enfin que le système nerveux, quand il se continue dans l'abdomen, présente lui-même une irrigation assez riche.

Inutile d'ajouter que les considérations précédentes ne s'appliquent en aucune manière au Bernard-l'Ermite. Étant dépourvu d'artère abdominale inférieure, ce singulier animal constitue une anomalie remarquable dans le groupe si homogène des Crustacés décapodes.

Des artères latérales postérieures (*a'*). — Nous donnons, avec Claus, la dénomination précédente à une paire artérielle importante qui naît de l'artère abdominale supérieure ou de l'artère sternale à une faible distance en arrière du cœur.

Chez les Macroures, les artères latérales postérieures naissent au voisinage immédiat du cœur et correspondent à peu près, par leur position et leur irrigation, aux artères latérales antérieures ou artères antennaires.

Dans l'Écrevisse (Pl. VIII, fig. 1, 3 et 4; pl. IX, fig. 11),

par exemple, une de ces artères se détache de l'artère abdominale supérieure immédiatement en arrière des valvules (fig. 4) qui limitent celle-ci vis-à-vis du cœur, l'autre se détache de l'artère sternale au voisinage immédiat de son origine. Ces deux artères sont par conséquent symétriques et correspondent absolument, par leur position et par leur nature, aux artères latérales postérieures signalées par Claus dans la larve phyllosome.

Chez les Pagures, qui se rapprochent déjà davantage des Brachyures, ces artères se détachent de l'artère abdominale supérieure à une distance du cœur déjà beaucoup plus considérable; chez les Dromies cette distance s'exagère encore et prend la même valeur que chez les Brachyures normaux. J'ajouterai que chez ces derniers, comme dans la Dromie, ces artères ne se détachent ordinairement pas au même niveau de l'artère abdominale supérieure.

Une remarque importante doit être faite relativement à la distribution de ces vaisseaux. Elles irriguent (Pl. VIII, fig. 1, 3 et 4) la partie postérieure des glandes génitales, les muscles postérieurs des parois de la chambre branchiale et la région la plus reculée de la membrane thoracique. Deux de leurs branches méritent d'être signalées; elles suivent (Pl. IX, fig. 4), l'une à droite, l'autre à gauche, le bord postérieur de la carapace et reviennent en avant à une faible distance de son bord inférieur. Cette branche va plus ou moins loin en avant, mais ses rameaux débouchent toujours directement dans les lacunes nombreuses qui occupent la membrane tégumentaire de la carapace.

La distribution des artères latérales postérieures n'est pas la même chez les Brachyures que chez les Macroures. Chez ces derniers, c'est l'une ou l'autre des deux artères qui envoie seule des branches à la membrane tégumentaire; il en est encore de même dans la Dromie commune qui, sous ce rapport, a conservé les caractères des Macroures (1); chez

(1) E.-L. Bouvier, *Observations sur l'anatomie de la Dromia vulgaris.* Bull. Soc. philomat. de Paris, 8e série, t. II, p. 20 et p. 44.

les Brachyures, au contraire, chacune des artères latérales postérieures émet une branche propre pour la membrane de la carapace.

Il est de toute évidence que les artères latérales postérieures des Crustacés décapodes adultes sont les homologues des artères de même nom signalées par Claus dans les larves des mêmes animaux. Il est bon de remarquer que, *sous le rapport de ces artères, les Crustacés macroures se rapprochent davantage des formes larvaires que les Crustacés brachyures.*

Cette remarque en appelle une autre non moins importante, car elle permet d'établir, d'une manière à peu près péremptoire, que l'*artère sternale des Crustacés est tout simplement une artère latérale modifiée dans son importance et dans ses fonctions.* Chez les Macroures, en effet, l'artère sternale et l'artère latérale postérieure du côté opposé sont symétriques à leur origine comme il convient à deux artères latérales proprement dites ; mais l'artère latérale postérieure, qui se détache de l'artère sternale, représente morphologiquement la portion primitive et essentielle de l'artère latérale qui, en se modifiant, a donné l'artère sternale. Quant aux différences de distribution des deux artères latérales postérieures, chez les Macroures et chez les Anomoures, on doit les attribuer aux modifications subies par l'artère latérale qui s'est transformée en artère sternale.

Les différences qui, au point de vue des artères latérales postérieures, séparent les Brachyures des Macroures, sont en rapport avec les stades évolutifs de ces animaux ; il est assez naturel, en effet, que les artères latérales postérieures s'isolent plus ou moins de l'artère sternale qui a changé de fonctions ; il est plus naturel encore de voir ces deux artères, devenues identiques après qu'elles se sont séparées de l'artère sternale, régulariser leur trajet et prendre une distribution identique comme on l'observe dans les Brachyures.

Notons pour terminer que les artères latérales postérieures, malgré les branches importantes qu'elles envoient à

la membrane tégumentaire de la carapace, ne jouent pas le principal rôle dans l'irrigation de celle-ci. Des branches plus nombreuses et aussi importantes naissent des artères antennaires, et on voit même deux vaisseaux assez forts naître en avant de l'artère maxillo-pédieuse et se rendre dans la même membrane. Les dernières branches de tous ces vaisseaux débouchent directement dans les innombrables lacunes qui sont creusées dans la membrane, si bien que l'on doit considérer celle-ci, dans la région branchiale, comme un organe d'hématose d'une puissance extrême, dont l'efficacité doit être considérable à toute époque, mais surtout après la mue. On se rendra compte de l'importance de l'irrigation de la carapace, en examinant la fig. 11, pl. IX, relative à cette partie du système artériel dans l'Écrevisse (1).

Comparaison et historique. — Au point de vue du cœur, des artères abdominales et de l'artère sternale, les divers Malacostracés présentent des rapports très différents avec les Crustacés décapodes.

Parmi les Edriophthalmes (2), les Amphipodes ressemblent aux Crustacés qui nous occupent par la position du cœur dans le thorax, et par l'artère abdominale qui en sort en arrière. Cette artère correspond par sa position et par son origine à l'artère abdominale supérieure des Décapodes, mais elle ne lui correspond nullement par les vaisseaux qu'elle émet. D'ailleurs les Amphipodes sont dépourvus d'artère prénervienne et n'ont par conséquent rien qui re-

(1) Des recherches recentes m'ont permis d'établir que la respiration dans la carapace est intense chez tous les Crustacés décapodes et que deux vaisseaux ramènent au péricarde le sang qui s'y est hématosé (*Sur un cercle circulatoire annexe chez les Crustacés décapodes*, Bull. Soc. philomat. de Paris, 8e série, t. II, p. 135). Avec les Crabes terrestres, ces deux vaisseaux deveinnent très importants, mais ils se réduisent beaucoup chez les Paguriens terrestres du genre Cénobite, qui présentent d'ailleurs des organes contractiles à la base de l'abdomen et une respiration abdominale (*Sur la respiration et quelques dispositions organiques des Paguriens terrestres du genre Cénobite*; Bull. soc. philomath. de Paris, 8e série, t. II, p. 194).

(2) Delage, *Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des Crustacés Édriophthalmes marins* (*Arch. zool. exp.*, 1881, t. IX).

présente la longue artère médiane et prénervienne qui est formée, chez les Décapodes, par l'artère abdominale inférieure en arrière, par l'artère maxillo-pédieuse en avant. Les Lœmodipodes et les Asellotes hétéropodes ressemblent assez aux Amphipodes sous ces divers rapports.

Malgré la position abdominale du cœur et l'absence d'une artère abdominale postérieure typique, les Isopodes se rapprochent assez des Crustacés décapodes, surtout si l'on admet, comme on l'a vu plus haut (p. 22), que la partie postérieure de leur cœur allongé peut donner naissance à l'artère abdominale supérieure. On trouve une longue artère prénervienne, mais elle n'émet pas de vaisseaux pour les pattes et ressemble en cela à l'artère abdominale inférieure; l'irrigation des appendices se fait au moyen d'artères latérales issues du cœur qui, chez les Crustacés décapodes, sont en partie remplacées fonctionnellement, et peut-être aussi morphologiquement, par l'artère sternale et l'artère maxillo-pédieuse.

Il existe également une artère prénervienne chez les Stomatopodes (1), mais elle n'irrigue aucun appendice. Ces derniers reçoivent directement leurs vaisseaux du cœur (artères latérales), aussi bien dans le thorax que dans la région de l'abdomen. Si l'on admet avec Claus que le cœur des Décapodes est représenté par la première chambre du cœur de la Squille, que tout le reste du cœur forme la partie antérieure et principale de l'artère abdominale supérieure, déjà représentée en arrière sous la forme de l'artère médiane du telson, enfin que le rameau (de la deuxième paire latérale) qui rattache le cœur à l'artère prénervienne (artère sternale de Claus) est l'homologue de l'artère sternale, on sera convaincu qu'il existe peu de différences essentielles, au point de vue du système artériel postérieur, entre les Stomatopodes et les Décapodes.

Chez les Schizopodes, d'après Delage et Claus, on arrive

(1) Claus, *loc. cit.*, p. 9.

presque à l'identité absolue; l'artère sternale existe et présente ses rapports normaux, il existe aussi une artère maxillo-pédieuse et une artère abdominale supérieure qui émettent des branches semblables à celles des Décapodes, mais on ne trouve pas d'artère abdominale inférieure. A ce point de vue, le Bernard-l'Ermite paraît s'être arrêté au stade des Mysis.

L'artère abdominale supérieure fut signalée déjà par Thomas Willis, mais l'artère abdominale inférieure, en raison de ses dimensions plus faibles, est restée longtemps inaperçue; Rœsel a même pris la chaîne ganglionnaire ventrale pour ce vaisseau. La même erreur fut reproduite par Herbst dans les Macroures, probablement d'après Rœsel, mais le même observateur a signalé l'artère maxillo-pédieuse des Crabes, sans indiquer du reste son prolongement abdominal inférieur. Cuvier a également signalé l'artère maxillo-pédieuse dans le Bernard-l'Ermite, mais il ne paraît avoir aperçu nulle part l'artère abdominale inférieure. C'est Bojanus qui a signalé pour la première fois tous les vaisseaux de l'Écrevisse. Lund (1) décrit également tous les vaisseaux du Homard, mais il attribue à l'artère abdominale inférieure l'irrigation des pattes abdominales. Audouin et Milne-Edwards ont rectifié cette erreur et comparé la circulation artérielle dans le Maïa, le Tourteau et le Homard; leurs observations sont d'une justesse et d'une précision absolues, sauf toutefois en ce qui concerne la circulation abdominale du Maïa, ainsi que je l'ai montré plus haut. Quelques années après, Krohn (2) a signalé l'anastomose postérieure des deux artères abdominales dans l'Écrevisse, et il considère l'artère abdominale inférieure comme une branche anastomotique secondaire entre les deux troncs principaux issus de l'extrémité postérieure du cœur, l'artère sternale et l'artère abdominale inférieure. Du reste Krohn ne généralise pas son

(1) Lund, *Zweifel an dem Daseyn einer Circulationssystem bey den Crustaceen*, Isis, 1825, t. XVI-XVII.

(2) Krohn, *Ueber das Gefässystem der Flusskrebse*, Isis, 1834, t. XXVII.

observation et personne après lui n'en a eu connaissance ou n'en a soupçonné la valeur; elle n'est signalée dans aucun des travaux postérieurs, il n'en est fait mention dans aucun des traités généraux parus depuis (Siebold et Stannius, Owen, Milne-Edwards, Gegenbaur, Règne animal allemand, Claus), ni dans la monographie de l'Écrevisse de Huxley. Les travaux les plus récents, ceux de Carl Vogt (1) et de Vayssière (2), n'en font aucune mention et je dois ajouter que moi-même, au moment où je fis mes observations, j'étais loin de soupçonner les faits observés par Krohn.

§ III. — Étude historique et comparative de la circulation chez les Crustacés décapodes.

Comparaison avec les formes larvaires. — Nos connaissances sur le système artériel des larves de Crustacés décapodes sont exclusivement récentes; elles se trouvent toutes renfermées dans un important mémoire publié par Claus, il y a quelques années (3).

Le savant observateur a successivement étudié le phyllosome, les autres larves de Macroures, les larves des Pagures et celles des Brachyures.

Le système artériel du *phyllosome* ressemble complètement, dans ses traits généraux, à celui des autres Décapodes et le cœur est déjà pourvu de trois paires de boutonnières. Les seuls traits qui méritent de nous arrêter sont les suivants : les artères antennaires sont abondamment ramifiées sous la carapace et, près de leur origine, envoient une paire de branches puissantes sur le bord postérieur de celle-ci; elles émettent en outre les deux artères mandibulaires et se réunissent en avant du cerveau par une anastomose transversale; enfin, à l'origine de l'artère abdominale supérieure, on voit se détacher une paire d'artères latérales postérieures

(1) Carl Voght et E. Yung, *Traité d'anatomie comparée pratique. Crustacés*, 12e livraison.

(2) Vayssière, *Atlas d'anatomie des Invertébrés*, Paris, 1887.

(3) Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden, *Arbeiten aus dem zool. Wien.*, 1884, t. V.

qui envoient quelques rameaux au tube digestif, et se ramifient surtout dans les muscles dorsaux du thorax.

Si l'on compare cet appareil circulatoire avec celui des Crustacés adultes, on n'y peut relever qu'une seule différence un peu importante, l'irrigation des mandibules par des branches des artères antennaires, et non par les rameaux antérieurs de l'artère maxillo-pédieuse. L'irrigation du bord postérieur de la carapace par deux branches issues des mêmes artères, et non, comme chez l'adulte, par les premiers rameaux de l'artère abdominale supérieure, tient tout simplement au faible développement en arrière de ce bouclier qui recouvre à peine, dans le phyllosome, les premiers anneaux thoraciques. D'ailleurs, les artères qui se rendront en arrière à la carapace sont déjà représentées dans la larve par les deux artères latérales postérieures, dont la distribution est exactement la même que celle des rameaux thoraciques de l'artère abdominale supérieure dans les Décapodes adultes, avec cette différence toutefois, qu'elles n'irriguent pas encore la portion postérieure de la carapace. Quant à l'anastomose antérieure des deux artères antennaires, elle n'offre rien de particulier, puisqu'on la retrouve chez les Macroures adultes.

Les larves *zoé* et *mysis* des Décapodes macroures et à plus forte raison les *mégalopes* des Brachyures présentent, comme le phyllosome, un système artériel normal de décapode adulte, la chaîne ganglionnaire est déjà même traversée par l'artère sternale entre les mêmes ganglions que chez ces derniers.

Dans les larves des Macroures, l'artère maxillo-pédieuse se forme avant les paires appendiculaires qui en émanent; ces dernières apparaissent successivement d'avant en arrière avant même que les pattes thoraciques soient articulées, enfin l'artère abdominale inférieure ne se produit qu'à un âge plus avancé. Ce dernier fait présente une grande importance si l'on considère que les Mysis ressemblent à peu près complètement à des larves de Macroures encore dépourvues d'artère

abdominale inférieure; nous avons montré d'ailleurs que les Pagures conservent ce caractère larvaire pendant toute la durée de leur existence. En somme l'artère abdominale inférieure se présente à nous *comme un vaisseau dont la marche évolutive est la même que celle des Crustacés décapodes;* absente dans les Mysis et dans les jeunes larves de Décapodes, elle est très réduite dans les Macroures et prédomine sur tous les autres vaisseaux de l'abdomen dans les Brachyures les plus différenciés.

Ajoutons ici que les mandibules sont irriguées par les branches des artères antennaires chez les larves des Macroures comme chez le phyllosome, et qu'on observe fréquemment chez elles, comme chez les adultes, une asymétrie marquée entre les artères appendiculaires qui se détachent à droite et à gauche de l'artère sternale. Observons en outre que les artères des pattes thoraciques sont presque toutes situées en arrière de l'artère sternale dans les larves, et que leur déplacement progressif, vis-à-vis de cette dernière, est due à une croissance ultérieure.

Chez les autres Crustacés décapodes, en comprenant dans cet ensemble *les Thalassinidés*, *les Paguridés et les Brachyures*, les différences avec l'appareil circulatoire des larves de Macroures sont surtout relatives à l'origine des vaisseaux appendiculaires formés par l'artère maxillo-pédieuse. Dans les larves du Pagure et de la Gébie, au lieu d'un seul tronc à droite et à gauche pour les deux paires antérieures de pieds-mâchoires, on observe deux paires de troncs distincts, un pour chaque paire ; les vaisseaux des trois paires de pattes thoraciques antérieures sont, en outre, très rapprochés les uns des autres. Dans les larves de Porcellanes, on observe en avant une concentration des vaisseaux plus grande que dans les Macroures, car une paire de troncs irrigue à elle seule les mâchoires postérieures et les deux paires de pieds-mâchoires antérieures; du reste cette concentration se fait sentir plus fortement encore en arrière, et c'est une seule paire de troncs artériels qui dessert, en se

ramifiant, les pieds-mâchoires postérieurs et les quatre paires antérieures de pattes thoraciques. Dans les larves mégalopes des autres crabes, on trouve seulement en arrière des vaisseaux de la deuxième paire de pattes « une seule paire d'artères qui se rendent à la troisième paire de pattes et vraisemblablement, par des branches latérales, aux pattes des deux dernières paires. »

Je n'ai pu observer aucune règle constante dans le groupement des artères pédio-maxillaires des Brachyures, mais on a vu plus haut qu'il n'en est pas de même pour celles qui se rendent aux pieds thoraciques ; les artères pédieuses, qui naissent par troncs communs dans les larves, se séparent peu à peu et finissent par devenir indépendantes ; chez les Porcellanes toutes sont séparées, mais chez les Brachyures, les deux dernières, de chaque côté, partent encore d'un tronc commun.

Comparaison avec les Arthropodes et les autres Crustacés. — Nous avons comparé précédemment, vaisseau par vaisseau, les artères des Décapodes à celles des autres Crustacés qui leur ressemblent le plus ; nous allons maintenant examiner ces questions dans leur ensemble et en tirer des conclusions plus générales.

D'abord quels sont les caractères qui distinguent le système artériel des Crustacés décapodes? Ce sont, à n'en pas douter, la présence d'une artère sternale, la réduction du cœur et du nombre des paires artérielles qui en partent, enfin l'existence d'une artère prénervienne formée, dans le thorax, par l'artère maxillo-pédieuse et dans l'abdomen par l'artère abdominale inférieure. Quels sont maintenant les Crustacés qui se rapprochent le plus des Décapodes par les caractères précédents? On ne peut douter davantage que ce ne soient les Mysis ; elles ont aussi une artère sternale, très peu d'artères latérales, et une artère prénervienne, limitée, il est vrai, à la région thoracique. A ce point de vue les Mysis ressemblent aux formes larvaires des Crustacés décapodes.

Les Stomatopodes, représentés par les Squilles, s'éloi-

gnent déjà beaucoup plus du type décapode. Leur cœur, beaucoup plus allongé que celui des Mysis, occupe toute la longueur du thorax et de l'abdomen, il présente de très nombreuses artères latérales et des fentes également nombreuses; enfin l'artère prénervienne occupe toute la longueur du corps, mais elle n'irrigue pas plus les appendices thoraciques que les appendices abdominaux, et elle se rattache à la région antérieure du cœur par une anastomose qui représente, d'après Claus, une artère sternale incomplètement différenciée.

Si l'on considère les Édriophthalmes, on trouve que les Isopodes se rapprochent assez notablement des Décapodes par leur appareil circulatoire, plus ou moins que les autres Crustacés du même groupe, les Amphipodes et les Asellotes hétéropodes. Ils ont en effet une artère prénervienne, des anastomoses antérieure et postérieure entre cette artère et la portion dorsale du système artériel, des artères latérales qui peuvent se ramener à celles des Décapodes, enfin deux artères abdominales qui correspondent, par leur position et par leur irrigation, à l'artère abdominale supérieure de ces derniers. Les Amphipodes ont un appareil circulatoire beaucoup plus simple qui se réduit à une ou trois (Talitre) artères antérieures, correspondant aux artères antérieures des Décapodes, et une artère postérieure correspondant à l'artère abdominale supérieure; l'artère sternale et l'artère prénervienne n'existent pas. Il en est de même chez les Asellotes hétéropodes, et ces caractères viennent se joindre à la position du cœur qui est thoracique, à la position de l'appareil branchial qui est semblable à celui des Mysis, enfin à la nature du sinus artériel ventral qui est artériel et peut être regardé comme une artère prénervienne non encore endiguée.

Il nous faut maintenant serrer de près cette question, car elle est actuelle plus que toute autre et a donné naissance aux opinions les plus divergentes. Ces opinions se trouvent bien résumées par Delage dans son travail sur l'appareil cir-

culatoire des Édriophthalmes (1). Delage fait des Asellotes hétéropodes, et notamment des Tanaïs, un groupe fondamental duquel ont dérivé, d'une part les Podophthalmes par l'intermédiaire des Cumacés, de l'autre les Isopodes par l'intermédiaire des Anthuridés, enfin les groupes des Lœmodipodes et des Amphipodes par l'intermédiaire des Corophiés. Delage fait observer que Gegenbaur va plus loin que lui dans cette voie, en ce sens qu'il place les Tanaïs parmi les Podophthalmes, et les Cumacés parmi les Édriophthalmes. Dans un travail récent, Claus (2) fait dériver phylogénétiquement les Édriophthalmes d'une part, les Cumacés et les Schizopodes de l'autre, d'un type schizopode primitif (*Urschizopodes*), qui aurait également donné naissance à un troisième rameau, celui des Stomatopodes.

Sans rien préjuger sur les origines phylogénétiques des Crustacés décapodes, que d'autres plus au courant sont mieux en état de traiter, je veux simplement apporter ici quelques idées personnelles qui permettront peut-être de jeter un certain jour sur ces rapports si compliqués.

Pour justifier autant que possible la comparaison que j'ai faite du système circulatoire des Crustacés décapodes et de celui des Isopodes, il me semble que trois questions sont surtout à débattre, celles des artères latérales, de l'artère prénervienne et de l'artère sternale. Ces deux dernières se lient intimement entre elles.

Les artères latérales des Isopodes sont, en réalité, aussi nombreuses que les paires thoraciques qu'elles irriguent, bien qu'en réalité les quatre paires antérieures naissent de chaque côté d'un tronc commun; on doit même ajouter que l'aorte céphalique contient virtuellement une paire d'artères latérales puisqu'elle donne naissance aux artères antennaires, non seulement chez les Édriophthalmes, mais aussi chez les Schizopodes et les Stomatopodes. Chez les Schizo-

(1) Delage, *loc. cit.*, p. 146-150.

(2) Claus, *Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen* (Arbeit. aus dem zool. Instit. Wien., t. VI, 1885.

podes, ces artères sont beaucoup moins nombreuses et se réduisent aux artères hépatiques, et à trois troncs impairs qui naissent sur la face ventrale du cœur dans les Sirielles, et que Claus considère comme des artères latérales fusionnées sur la ligne médiane. Chez les Décapodes, les seules artères latérales antérieures sont les artères antennaires et les artères hépatiques, ce qui tient simplement à la réduction du cœur dans le sens de la longueur et à l'existence d'une artère sternale très développée.

Dans les Stomatopodes, le cœur tout entier, à l'exception de sa partie antérieure, est un long vaisseau dorsal qui se transforme chez les Décapodes en l'artère abdominale supérieure. Les nombreuses artères latérales issues de ce vaisseau, dans la région abdominale, représentent alors, morphologiquement et fonctionnellement, les paires abdominales issues de cette artère; quant aux paires thoraciques, elles se réduisent en nombre et en importance grâce à l'existence de l'artère sternale et à la réduction de la région thoracique, elles se réduisent en réalité à deux artères plus ou moins symétriques, que Claus a vu se détacher à la base de l'artère abdominale supérieure dans les phyllosomes, mais qui sont en général plus éloignées du cœur chez les Décapodes adultes. Ces deux artères, trouvées par Claus dans le phyllosome, sont absolument constantes, elles irriguent, comme on sait, toute la région postérieure dorsale du thorax.

Chez les Isopodes, deux relations importantes s'établissent entre le système vasculaire dorsal et l'artère prénervienne, la première par un collier péri-œsophagien qui rattache l'aorte céphalique à cette dernière, la seconde par deux grosses branches anastomotiques qui rattachent la dernière paire thoracique à la même artère ventrale (1). Claus suppose que l'artère sternale des Décapodes provient de cette dernière anastomose, qui se serait développée asymétriquement, et aurait finalement conduit tout le sang à l'artère

(1) Delage, *loc. cit.*, pl. I, fig. 2.

prénervienne, produisant ainsi la suppression du collier vasculaire péri-œsophagien (1). Il considère ainsi l'artère sternale comme un rameau démesurément grossi d'une artère latérale, il en donne pour preuve le rudiment d'artère sternale formé de cette manière chez les Stomatopodes, et il pense que l'artère sternale des Décapodes présentera peut-être des variations instructives, dans ses rapports, chez les différents genres qui constituent le groupe.

Mes recherches justifient complètement l'hypothèse de Claus relative à l'origine de l'artère sternale. Dans l'Écrevisse, en effet, la disposition presque typique des Isopodes est conservée, en ce sens que le collier vasculaire péri-œsophagien se rencontre encore concurremment avec l'artère sternale; seulement, comme cette dernière est très puissante, le collier s'est réduit dans des proportions telles qu'on ne l'avait pas aperçu jusqu'ici.

Deux dispositions essentielles distinguent, il est vrai, l'appareil circulatoire des Isopodes et celui des Décapodes; la première est relative à la disposition de l'aorte céphalique, la seconde à l'irrigation des appendices de la région thoracique. L'aorte céphalique des Isopodes, avant de se jeter dans l'artère prénervienne, passe en arrière des ganglions cérébroïdes, tandis que les artères antennaires de l'Écrevisse, qui lui correspondent en partie, s'anastomosent en avant du cerveau et forment un tronc récurrent prénervien avant de former le collier en relation avec l'artère maxillopédieuse. Mais les autres Édriophthalmes, Amphipodes et Asellotes hétéropodes, nous indiquent eux-mêmes un processus qui a pu conduire d'une forme à l'autre; chez ces dernières, en effet, l'aorte céphalique se bifurque en arrière du cerveau et l'entoure d'un collier vertical, avant de se recourber en arrière (2). Des modifications de même nature se produisent d'ailleurs chez les autres Arthropodes et sont

(1) Claus, *Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden* (Arbeit. aus dem zool. Instit. Wien., t. V. 1885, p. 26).

(2) Delage, *loc. cit.*, pl. VIII à XI.

relatives à la manière dont s'endigue le courant sanguin : dans le Scorpion, le collier vasculaire et l'artère ventrale (1) sont situés au-dessus de la chaîne nerveuse (2), tandis que, dans la Limule (3), le collier vasculaire et l'artère ventrale entourent le collier nerveux et la chaîne qui lui fait suite.

La différence entre l'irrigation des appendices thoraciques s'explique par des considérations d'un autre ordre. L'artère sternale, se développant de plus en plus, finit bientôt par former un conduit naturel dont l'importance a causé l'atrophie de certaines artères latérales, et la modification des autres (artères hépatiques) ; c'est elle alors qui conduit dans l'artère sternale, par une voie commune, tout le sang destiné aux appendices thoraciques. J'ai montré plus haut comment un changement de fonction analogue s'effectuait dans l'intérieur même du groupe des Brachyures ; on voit en effet, chez ces derniers, l'artère abdominale supérieure perdre de plus en plus en importance, et abandonner presque totalement l'irrigation des appendices abdominaux à l'artère abdominale inférieure.

RÉSUMÉ.

Les résultats personnels auxquels je suis arrivé dans cette étude peuvent se résumer de la manière suivante.

L'artère ophthalmique, avant d'atteindre le bord antérieur de l'estomac, émet toujours un certain nombre de rameaux, non seulement chez les Brachyures, mais aussi chez certains Macroures ; arrivée à ce niveau elle présente une dilatation plus ou moins développée, et probablement homologue de celle observée par Delage chez les Amphipodes et chez les Schizopodes ; enfin elle envoie un prolongement au milieu du front chez les Brachyures, mais non chez les Macroures.

(1) E. Blanchard, *L'organisation du règne animal* (Arachnides, Paris, 1853).
(2) M. Houssaye considère cette artère comme un sinus, dans le Scorpion.
(3) A. Milne-Edwards, *Anatomie des Limules* (Ann. sc. nat., 5e série, t. XVII, 1872-73).

Les artères antennaires ou artères latérales antérieures irriguent toujours les yeux en même temps que les artères ophthalmiques; elles sont également chargées de l'irrigation du front ou du rostre, à l'exclusion de l'artère ophthalmique dans les Macroures, conjointement avec cette dernière chez les Brachyures. Leurs prolongements frontaux s'anastomosent fréquemment dans les Macroures dont le rostre est bien développé; d'ailleurs, chez la plupart de ces derniers, elles ne se terminent pas après avoir irrigué les trois paires d'appendices céphaliques, mais elles se réunissent par un rameau transversal, bien développé surtout dans les Écrevisses, les Langoustes, les Scyllares, etc.

Dans l'Écrevisse, ce rameau transversal se continue en arrière dans un prolongement récurrent qui se met en relation avec les branches œsophagiennes les plus importantes issues de la bifurcation antérieure de la portion maxillopédieuse de l'artère prénervienne. Il y a là une communication qui met en relation le système artériel ventral avec le système dorsal et qui correspond au collier vasculaire périœsophagien des Isopodes. L'artère sternale des Crustacés correspond d'ailleurs, morphologiquement et fonctionnellement, aux branches anastomotiques importantes qui mettent en relation les artères thoraciques postérieures des Isopodes avec l'artère prénervienne, de sorte que l'Écrevisse présente encore les deux dispositions les plus typiques de l'appareil circulatoire des Isopodes. On comprend d'ailleurs que le collier s'atténue et disparaisse à mesure que se développe l'artère sternale; c'est pourquoi on doit s'attendre à le rencontrer encore chez d'autres Macroures, mais moins probablement chez les Brachyures.

La glande verte est irriguée à la fois par les artères antennaires et par les branches antérieures de l'artère maxillopédieuse.

Les artères hépatiques du Bernard-l'Ermite conservent leur position normale, mais elles se distribuent surtout à l'estomac et ne desservent que quelques tubes hépatiques

antérieurs; le foie est irrigué, à peu près dans son entier, par l'artère abdominale supérieure. On peut conclure de ce fait qu'il y a indépendance absolue entre les artères et les organes qu'elles desservent normalement, que le foie se forme avant les artères puisqu'il peut se déplacer sans elles, enfin qu'on ne peut déterminer toujours les homologies réelles d'un vaisseau en s'appuyant sur les organes qu'il irrigue. C'est ainsi que l'artère hépatique des Crustacés décapodes se présente à nous comme l'homologue naturel d'une paire d'artères latérales semblables à celles qu'on observe dans les Isopodes, les Schizopodes et les Stomatopodes, bien que ses fonctions soient loin d'être exactement les mêmes.

Il existe deux valvules aux orifices de toutes les artères dans le cœur. Du reste, ces artères ne sont pas en même nombre chez tous les Crustacés décapodes ; chez les Macroures, en effet, l'artère sternale se détache de l'artère abdominale supérieure, tandis qu'elle a, chez les Brachyures, une origine cardiaque distincte de cette dernière. A ce point de vue, et en tenant compte des découvertes de Claus sur les larves, les Brachyures conservent un caractère larvaire qui disparaît chez les Macroures.

L'artère sternale traverse toujours le système nerveux au même point (c'est-à-dire entre les ganglions qui correspondent aux pattes thoraciques de la troisième et de la quatrième paires); toutefois chez tous les Brachyures placés en haut de la série (Oxyrhynques et Cyclométopes à partir des Eriphies), elle passe en arrière de la masse ganglionnaire, sans la traverser, disposition qui a pour résultat la concentration maximum du système nerveux.

Les artères thoraciques, issues de l'artère maxillo-pédieuse, sont beaucoup plus rapprochées les unes des autres chez les Brachyures que chez les Macroures. Ce caractère doit être attribué au grand développement du thorax, surtout dans le sens transversal; il peut être d'origine ancestrale, car on trouve que ces vaisseaux se détachent par groupes

d'un petit nombre de troncs communs, dans les larves, disposition qui se conserve chez les Brachyures adultes, tous caractérisés par la réunion des deux paires thoraciques postérieures en une seule paire.

Tous les Décapodes, à l'exception des Pagures, sont pourvus de deux artères abdominales, une supérieure et une inférieure; c'est à tort qu'on avait considéré les Maïas et les Crabes du sommet de la série comme dépourvus de cette dernière, car elle est de beaucoup la plus développée et on l'avait prise pour l'artère abdominale supérieure.

Des communications importantes mettent en relation immédiate l'artère abdominale supérieure et l'artère abdominale inférieure; elles se présentent sous la forme d'arceaux vasculaires plus ou moins symétriques et toujours périintestinaux, et s'établissent toujours en arrière du dernier ganglion, chez les Macroures dans le sixième segment abdominal, chez les Brachyures dans des segments beaucoup plus antérieurs. Dans la Porcellane à pinces plates, toutefois, les anastomoses importantes sont antérieures au dernier ganglion nerveux, ce qui tient uniquement à ce fait que l'évolution du système nerveux, dans cette espèce, est en retard sur l'évolution de l'appareil circulatoire; cette Porcellane, en effet, a un système nerveux de macroure et un appareil circulatoire de brachyure. Il n'en serait évidemment pas de même dans la Porcellane à longues cornes.

L'existence de ces anastomoses importantes est due au grand aplatissement de l'abdomen; les deux vaisseaux ayant à irriguer des parties très voisines (les faces dorsale et ventrale) se confondent au moment où ils vont pénétrer dans ces parties et les irriguent en commun; c'est ce qui justifie la position reculée des anastomoses dans les Macroures et leur position beaucoup plus antérieure dans les Brachyures.

La transformation de l'abdomen en lamelle, chez les Brachyures, a détruit complètement la symétrie qu'on observe dans les deux artères abdominales : l'artère abdominale supérieure a été rejetée la première sur un des côtés de l'in-

testin, puis l'artère abdominale inférieure, de beaucoup la plus petite au début, a subi le même déplacement, à mesure qu'elle gagnait en importance; en outre, comme l'abdomen devient plus lamelleux encore dans les deux derniers anneaux dépourvus d'appendices, on voit l'artère abdominale la moins importante disparaître dans cette région, et l'artère la plus importante se bifurquer pour passer à droite et à gauche du tube digestif.

L'artère abdominale supérieure des Macroures est énormément plus développée que l'artère abdominale inférieure, ce qui tient au grand développement des muscles dorsaux et aux appendices qu'elle irrigue. On doit s'attendre dès lors à voir cette artère diminuer dans les Brachyures, et c'est ce que l'on observe, en effet; mais on devrait également voir diminuer l'artère abdominale inférieure, car la chaîne nerveuse ventrale a disparu et les muscles ventraux superficiels se sont considérablement réduits. Or il n'en est pas ainsi, l'artère abdominale inférieure, à mesure qu'on s'élève dans la série des Brachyures, s'accroît dans des proportions égales à la diminution subie par l'artère abdominale supérieure; mais ces modifications dans le volume des deux artères s'établissent progressivement, et on les voit se manifester à peine chez les Brachyures les moins élevés dans la série, grâce au phénomène naturel de l'hérédité.

Pour expliquer cette divergence entre l'hypothèse et la réalité, il faut invoquer un phénomène d'une autre nature. En arrière des points où l'anastomose la plus importante met en relation l'artère abdominale inférieure et l'artère abdominale supérieure, on voit ces deux vaisseaux diminuer de volume. Il y a par conséquent reflux du sang en avant dans l'une ou l'autre artère; or le reflux ne peut s'effectuer du côté dorsal, car le sang serait reconduit au cœur d'où il vient; le reflux s'effectue par conséquent plus ou moins dans le sens de l'artère abdominale inférieure. Il s'établit dans ce vaisseau un état d'équilibre instable qui diminuera

d'autant plus que l'artère dorsale sera moins développée. La conclusion, c'est que l'artère abdominale inférieure et l'abdominale supérieure doivent éprouver des variations progressives et c'est ce que l'on observe, en effet. Pour ne citer que deux exemples, les Porcellanes, qui sont à la base des groupes des Brachyures, ont, comme les Macroures, une artère abdominale inférieure très réduite et une artère abdominale supérieure très développée ; dans le Maïa, c'est le contraire qui se produit et l'artère abdominale inférieure prédomine à tel point sur l'artère abdominale supérieure qu'on l'a confondue jusqu'ici avec le dernier anneau. Aussi, dans la plupart des Brachyures, et surtout dans les types supérieurs, voit-on les pattes abdominales irriguées par l'artère abdominale inférieure ou par un sang mixte issu de la fusion des deux vaisseaux.

L'artère abdominale inférieure se présente par conséquent comme un vaisseau dont la marche évolutive est la même que celle des Crustacés décapodes. Dans les Pagures, elle ne se développe pas, de sorte que ces Crustacés conservent les caractères des Mysis et le caractère embryonnaire observé par Claus dans toutes les larves de Crustacés décapodes. On doit supposer, par conséquent, que les Pagures ont logé leur abdomen dans une coquille à une époque où cette artère n'était pas encore développée et que le contact de la face ventrale de l'abdomen avec la coquille a opposé un obstacle au développement de l'artère.

Somme toute, les faits connus portent à conclure, avec Claus, que le système artériel des Crustacés décapodes ressemble surtout à celui des Edriophthalmes isopodes. Leur système artériel comprend plus d'artères latérales qu'on ne le suppose généralement, car on doit ajouter, au nombre des paires latérales connues jusqu'ici, une paire d'artères latérales postérieures qui se distribuent dans la portion dorsale postérieure du thorax, et qui naissent au voisinage du cœur dans le phyllosome et dans les Macroures, mais un peu plus en arrière, dans les Décapodes brachyures.

EXPLICATION DES PLANCHES.

LETTRES COMMUNES

A, muscles antérieurs de l'estomac; C, cœur; D, canal déférent; E, estomac; F, foie; G, glande verte; I, intestin postérieur; L, muscle mandibulaire; O, ovaire; Œ, œsophage; P, muscles postérieurs de l'estomac; R, cæcum rectal; T, testicule; V, canal déférent, oviducte.

a, artère antennaire ou latérale antérieure; *a'*, artère latérale postérieure; *c*, branche de l'art. lat. post. qui se rend à la carapace; *d*, artère abdominale supérieure; *d'*, artère abdominale inférieure; *m*, artère maxillo-pédieuse; *o*, artère ophthalmique; p^1, p^2, p^3, p^4, p^5, artères des pattes ambulatoires 1, 2, 3, 4, 5; *s*, artère sternale (1); *t*, renflement de l'artère ophthalmique.

PLANCHE VIII

Fig. 1. — *Astacus fluviatilis* (femelle). — Irrigation dorsale des organes contenus dans le céphalothorax. — *k*, artère stomacale postérieure; *l*, artère stomacale antérieure; *r*, ses branches qui s'anastomosent dans le rostre; *g*, artères ovariennes.

Fig. 2. — *Astacus fluviatilis*. — Irrigation dans la région antérieure et ventrale du céphalothorax. — *e*, branche des antennes externes; *k*, branche des yeux; *l*, branches de l'artère antennaire destinée à la glande verte; *l'* branches de l'artère maxillo-pédieuse destinées à la glande verte; *r*, rameau impair qui fait communiquer à leurs extrémités les artères antennaires et maxillo-pédieuse.

Fig. 3. — *Astacus fluviatilis* (mâle). — Irrigation des organes dorsaux dans la région postérieure du céphalothorax et dans la région antérieure de l'abdomen (une teinte rouge claire indique la position du cœur); *u*, branche du premier segment abdominal; *i*, grand rameau intestinal antérieur de cette branche; u^2, branche du deuxième anneau abdominal; *v*, art. des testicules et du canal déférent.

Fig. 4. — *Astacus fluviatilis*. — Valvules et troncs artériels de l'extrémité postérieure du cœur (ce dernier, et l'artère abdominale supérieure en partie, sont ouverts sur la ligne médiane dorsale de sorte que la valvule dorsale *v* a été partagée en deux moitiés); *v'*, valvule ventrale; *e*, orifice de l'artère sternale; *e'*, orifice de l'artère latérale gauche; *r*, voile qui rattache la valvule ventrale aux parois ventrales de l'artère abdominale supérieure.

(1) A la suite d'une fausse indication dans la fig. 20, pl. X, la lettre *s* représente l'artère abdominale supérieure et la lettre *a* l'artère sternale.

Fig. 5. — *Astacus fluviatilis.* — Artère maxillo-pédieuse et partie antérieure de l'artère abdominale inférieure; *e*, branche œsophagienne; *g*, branches qui vont aux muscles latéraux du sternum; r^1, r^2, r^3, artères des pattes mâchoires 1, 2 et 3; s^1, s^2, artères des mâchoires 1 et 2; *v*, artères mandibulaires; *l'* et *n* (comme dans la fig. 2); *u*, branche du labre.

Fig. 6. — *Astacus fluviatilis.* — Irrigation dans la portion terminale de l'abdomen, pour montrer les relations anastomotiques entre les artères abdominales supérieure et inférieure; u^4 et u^5, branche artérielle des quatrième et cinquième segments abdominaux; u^6, branches de la bifurcation de l'artère abdominale supérieure.

Fig. 7. — *Carcinus mœnas* (mâle). — Irrigation de l'abdomen vue du côté ventral.

Fig. 8. — *Carcinus mœnas* (mâle). — Irrigation de l'abdomen dans un autre individu.

Fig. 9. — *Carcinus mœnas.* — Artère maxillo-pédieuse. — (Mêmes lettres que dans la fig. 5.)

PLANCHE IX

Fig. 10. — *Carcinus mœnas.* — Irrigation dans la partie antérieure du céphalothorax. — *l*, branche stomacale antérieure; *s*, branche destinée à la membrane de la carapace; *u*, branche de l'artère ophthalmique destinée à l'œil; *u'*, branche de l'artère antennaire destinée à l'œil; *v*, branche de la glande verte; *x*, branche des antennes externes; *x'*, branche des antennes internes; *y*, branche de l'artère antennaire destinée à l'œil; *z*, branche allant sur la face antérieure de l'estomac.

Fig. 11. — *Astacus fluviatilis.* — Irrigation de la membrane qui tapisse la carapace. — *n'*, rameau tégumentaire de l'artère désignée par *n* dans les fig. 2 et 5 de la pl. VIII; *e*,branche des antennes externes; *v*, branche de la glande verte; *l*, artère stomacale antérieure; *u*, prolongement de l'artère antennaire, destiné aux antennes internes et aux yeux.

Fig. 12. — *Maïa squinado* (mâle). — Irrigation de l'abdomen, vue du côté ventral.

Fig. 13. — *Eupagurus Bernhardus.* — Irrigation dans la portion terminale de l'abdomen. — *c*, branche infra-musculaire de l'artère ventrale; *c'*, prolongement (figuré trop épais) de cette branche qui revient en avant dans l'abdomen (voir la fig. 25, pl. X et la fig. 26, pl. XI).

Fig. 14. — *Stenorhynchus phalangium.* — Artère maxillo-pédieuse.

Fig. 15. — *Scyllarus arctus.* — Anastomose des artères abdominales à l'extrémité de l'abdomen.

Fig. 16. — *Inachus scorpio.* — Irrigation dans la partie antérieure du céphalothorax.

Fig. 17. — *Crangon vulgaris.* — Irrigation dans la portion terminale de l'abdomen. — *k*, artère ventrale.

PLANCHE X

Fig. 18. — *Atelecyclus cruentatus* (femelle). — Irrigation de l'abdomen, vue du côté ventral.

Fig. 19. — *Corystes dentatus* (femelle). — Irrigation de l'abdomen, vue du côté ventral.

Fig. 20. — *Platycarcinus pagurus.* — Partie postérieure du cœur ouverte pour

montrer les valvules de l'artère sternale et l'origine de l'artère abdominale supérieure. — Lettres de la fig. 4, pl. VIII. (Il y a deux erreurs de lettres, *d* représente l'artère sternale; *s*, l'artère abdominale supérieure.)

Fig. 21. — *Palinurus vulgaris.* — Valvules et troncs artériels de l'extrémité postérieure du cœur. (Lettres et disposition comme dans la fig. 4, pl. VIII.)

Fig. 22, 23 et 24. — Irrigation de l'abdomen vue du côté ventral. — *Portunus corrugatus* (mâle), fig. 22; *Porcellana platycheles* (mâle), fig. 23; *Maïa squinado* (femelle), fig. 24.

Fig. 25. — *Eupagurus Bernhardus* (mâle). — Irrigation générale du corps, à l'exclusion de la partie ventrale du céphalothorax. — *h*, artères hépatiques transformées en artères pariéto-stomacales; *b*, artère dorsale issue de la bifurcation de l'artère abdominale supérieure; *b'*, artère ventrale issue de la bifurcation de la même artère; *c* et *c'*, comme dans la fig. 13, pl. IX; *e*, branche supra-musculaire de l'artère ventrale.

PLANCHE XI

Fig. 26. — *Eupagurus Bernhardus.* — Figure schématique indiquant la distribution des principaux troncs artériels. (Voir les lettres communes et celles de la fig. 25, pl. X.) *n*, branche musculaire et nerveuse; *r*, tronc des pattes mâchoires; *s*, tronc maxillo-mandibulaire. Ces deux troncs se détachent presque du même point.

Fig. 27 et 28. — *Platycarcinus pagurus.* — Artère maxillo-pédieuse dans deux individus différents. — r^1, r^2, r^3, artère des pattes mâchoires 1, 2, 3; s^1, s^2, artères des mâchoires 1, 2; *v*, artères mandibulaires; *u*, artère du labre.

Fig. 29 et 30. — *Platycarcinus pagurus.* — Irrigation de l'abdomen, vue du côté ventral, fig. 29 dans la femelle, fig. 30 dans le mâle.

Fig. 31. — *Platycarcinus pagurus.* — Artère ophthalmique. — (La branche cervicale, qui plonge en dessous, n'est pas représentée dans la figure.) *f*, branche frontale; *g*, artères de l'œil; *k*, artère des muscles antérieurs de l'estomac.

Fig. 32. — *Porcellana platycheles.* — Artère maxillo-pédieuse (figure renversée). — *t*, collier nerveux thoracique, schématiquement représenté.

Fig. 33, 34 et 35. — Irrigation de l'abdomen, vue du côté ventral. — *Eriphia spinifrons* (mâle), fig. 33. — *Grapsus varius* (femelle), fig. 34. — *Pisa Gibbsii* (mâle), fig. 35.

Fig. 36. — *Palinurus vulgaris.* — Anastomose des artères abdominales à l'extrémité de l'abdomen.

SUR QUELQUES POINTS DE L'HISTOIRE

DU

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

DE LA MANTE RELIGIEUSE (*MANTIS RELIGIOSA*).

Par M. H. VIALLANES.

Les recherches d'anatomie comparée que je poursuis depuis plusieurs années sur le cerveau des Insectes m'ont conduit, en ce qui concerne la morphologie générale de ces animaux, à des résultats déjà importants et qui dans leurs plus grandes lignes peuvent se résumer ainsi (1) :

« Le cerveau de l'Insecte est le résultat de la fusion plus ou moins intime de trois paires de ganglions primordiaux. »

« La première paire forme le *protocérébron* qui innerve les yeux; la deuxième le *deutocérébron* qui innerve les antennes; la troisième le *tritocérébron* qui innerve le labre. »

Il en résulte comme conséquence nécessaire que le squelette céphalique de l'insecte compte trois zoonites prébuccaux, le premier innervé par le protocérébron et portant les yeux, le deuxième innervé par le deutocérébron et portant les antennes, le troisième innervé par le tritocérébron et portant le labre.

Bien que mes recherches aient été comparatives, puis-

(1) Voyez mon précédent travail : *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés, cinquième mémoire, I. Le cerveau du criquet. II. Comparaison du cerveau des Crustacés et des Insectes. III. Le cerveau et la morphologie du squelette céphalique* (*Ann. sc. nat.*, 1887 et *Bibliothèque de l'École des Hautes Études*, t. XXXIV, art. n° 3)

qu'elles se sont étendues non seulement à divers types d'Insectes, mais encore aux Crustacés, mes conclusions pourtant peuvent encore donner lieu à des critiques : on peut me reprocher de les avoir tirées exclusivement de l'examen des animaux adultes, alors qu'aujourd'hui on tend de plus en plus à regarder le mode d'évolution embryonnaire des organes comme le criterium de leur valeur morphologique.

Personnellement je n'attribue pas aux études embryologiques le rôle prépondérant, même presque exclusif, que tant de naturalistes veulent leur accorder ; pourtant j'ai pensé qu'il serait intéressant de faire connaître le mode d'évolution des parties si complexes composant le système nerveux des Insectes et que malgré quelques tentatives nous connaissons encore seulement à sa période d'état.

La morphologie du squelette dermique et des appendices est si intimement liée à celle du système nerveux central, qu'on ne saurait en séparer l'examen. J'étudierai donc dans le présent travail : 1° le mode de formation des zoonites et des membres; 2° le mode de formation du système nerveux central.

J'allongerais inutilement mon travail si je voulais m'étendre sur la partie bibliographique du sujet ; il me faudrait pour cela rendre compte d'environ soixante-dix mémoires dont les plus importants sont dus à : Bobretzky, Bütschli, Carrière, Graber, Grassi, Hatschek, Heider, Korotneff, Kowalesky, Metschnikoff, Packard, Patten, Vœltzkow, Weissmann, Wheeler, Witlaczil.

Je me contenterai de renvoyer le lecteur au récent et important ouvrage de M. K. Heider (1) qui lui fournira la liste complète et l'analyse détaillée de ces travaux. Quant à moi, afin de ne pas faire double emploi, je me contenterai de citer ou de critiquer mes prédécesseurs au cours du texte et seulement quand besoin sera.

J'ai pris pour sujet d'étude la Mante religieuse (*Mantis*

(1) Karl Heider, *Die Embryonalentwiklung von Hydrophilus piceus*, Iéna, Fischer, 1889.

religiosa). Mon choix a été déterminé, non seulement par les commodités techniques exceptionnelles qu'offre l'étude de cet Insecte, mais aussi parce que j'espérais que ce type, en raison de son développement direct, en raison aussi de l'ancienneté géologique et de l'infériorité relative du groupe auquel il appartient, se prêterait mieux que d'autres à la solution de plus d'un problème de morphologie. N'est-ce point déjà l'étude des Orthoptères qui m'a permis de débrouiller le plan d'organisation du cerveau des Insectes?

La ponte des Mantes a lieu en septembre, l'éclosion en juin, on peut donc recueillir des oothèques pendant tout cet intervalle. C'est seulement vers la fin du développement, quand le jeune insecte est complètement formé et déjà solide, qu'on peut extraire de l'oothèque l'œuf encore vivant pour le traiter par les réactifs. Avant cette époque, on ne peut songer à extraire les œufs de l'oothèque sans les avoir au préalable solidifiés en coagulant leur vitellus. Voici comment je procédais d'ordinaire. Les oothèques entières étaient plongées pendant quelques minutes dans l'alcool bouillant, puis transportées dans l'alcool à 70° où je les conservais. Les embryons étaient étudiés non seulement à l'aide de coupes pratiquées selon les trois dimensions, mais encore examinés dans leur entier par réflexion et par transparence. Ce dernier mode d'examen, qui fournit des renseignements particulièrement précieux, exige que l'embryon soit isolé et complètement débarrassé de tout le vitellus nutritif. Je suis arrivé à effectuer cette dissection même pour les embryons les plus jeunes mesurant à peine un demi-millimètre ; c'est une question d'habileté manuelle et de patience.

I

DESCRIPTION SOMMAIRE DES STADES OBSERVÉS.

J'ai observé un grand nombre de stades du développement embryonnaire de la Mante, relativement aux points spéciaux que je me propose d'étudier aujourd'hui l'examen

d'un nombre de stades relativement restreint est seule nécessaire. Afin de permettre au lecteur de suivre plus aisément mes descriptions, je vais énumérer ceux-ci en les caractérisant rapidement.

Stade i. — Longueur de l'embryon $0^{mm},8$. La gouttière primitive n'est pas encore complètement fermée en avant; l'embryon ne présente encore aucune trace de métamérisation (fig. 7).

Stade ii. — Longueur de l'embryon $0^{mm},87$. Les zoonites antennaire, mandibulaire, et maxillaire I sont individualisés, le reste de la plaque ventrale est encore indivis (fig. 6)

Stade iii. — Longueur de l'embryon $1^{mm},15$. Les antennes apparaissent comme deux petits mamelons; l'invagination buccale commence à se constituer; les zoonites mandibulaire, maxillaire I, maxillaire II, thoracique I et thoracique II, sont différenciés; le reste de la plaque ventrale étant encore indivis (fig. 5).

Stade iv. — Le troisième zoonite thoracique est différencié, le labre commence à se manifester.

Stade v. — Longueur de l'embryon $1^{mm},58$. Le labre commence à faire saillie; l'orifice buccal est nettement circonscrit; les deux premiers zoonites abdominaux sont individualisés (fig. 4).

Stade vi. — Longueur de l'embryon $1^{mm},91$. Le labre recouvre l'orifice buccal; les antennes s'étant allongées leur extrémité atteint le zoonite mandibulaire. Les pattes thoraciques se touchent sur la ligne médiane. L'abdomen complètement segmenté commence à s'infléchir à son extrémité caudale.

Stade vii. — Longueur de l'embryon $1^{mm},95$. L'extrémité du labre atteint le zoonite de la mâchoire. L'extrémité des antennes atteint le zoonite de la deuxième mâchoire. La première mâchoire, simple moignon au stade précédent, est maintenant divisée en trois branches. La deuxième mâchoire n'est encore divisée qu'en deux branches.

Stade VIII. — Longueur de l'embryon $2^{mm},0$. La deuxième mâchoire est divisée en trois branches.

Stade IX. — Longueur de l'embryon $2^{mm},0$. L'extrémité du labre atteint la base des premières mâchoires. L'extrémité des antennes atteint le premier anneau thoracique.

Stade X. — Longueur de l'embryon $2^{mm},3$. L'extrémité du labre atteint le premier zoonite thoracique. L'extrémité des antennes atteint le premier zoonite abdominal. Aux pattes la division du tarse en articles est bien manifeste. Les téguments de la tête s'étant fermés en arrière, celle-ci n'est plus adhérente au vitellus nutritif.

Stade XI. — Les yeux commencent à se pigmenter.

Grâce à ces courtes diagnoses, les observateurs qui me suivront et qui voudront contrôler mes résultats trouveront aisément des embryons identiques à ceux qui ont servi à mes recherches.

II

MÉTAMÉRISATION DE LA PLAQUE VENTRALE ET FORMATION DES MEMBRES.

Stade I. — Examinons un embryon arrivé à cet état de développement (fig. 7). Il ne présente encore aucune trace de segmentation transversale. Nous remarquons seulement que sa partie antérieure est très élargie, pour constituer les lobes procéphaliques (fig. 7, *lpc*), où apparaîtront les yeux, les antennes et le labre ; tandis que de sa partie postérieure rétrécie naîtront les autres appendices céphaliques et les zoonites qui les portent, c'est-à-dire le thorax et l'abdomen. La gouttière primitive est maintenant presque complètement fermée, et c'est seulement à son extrémité antérieure (fig. 7, *o*) qu'elle reste encore ouverte. La gouttière primitive en se fermant a donné naissance au mésoderme (fig. 7, *m*), qui se montre à nous comme s'étendant depuis l'extrémité caudale de l'embryon jusqu'à l'ouverture antérieure de la gouttière primitive.

Stade ii. — La forme générale de l'embryon (fig. 6) ne s'est pas sensiblement modifiée, toutefois nous remarquons que les lobes procéphaliques se sont plus nettement individualisés. La plaque mésodermique présente maintenant une métamérisation des plus nettes. Sa partie antérieure s'étant divisée en trois bandes transversales complètement individualisées. La première est le segment antennaire (fig. 6, *an*), la seconde le segment mandibulaire (fig. 6, *md*), la troisième le segment maxillaire I. La partie postérieure de la plaque mésodermique n'est pas encore segmentée transversalement, mais elle présente déjà des étranglements qui indiquent la prochaine formation des segments : maxillaire II, thoraciques I, II et III (fig. 6, mx^2, p^1, p^2, p^3).

Un seul membre se manifeste, c'est l'antenne qui apparaît comme une très légère proéminence du segment antennaire.

Stade iii (fig. 5). — La segmentation de la plaque mésodermique continue à s'effectuer d'avant en arrière, trois nouveaux segments se sont formés, ce sont les segments : maxillaire I, thoracique I et thoracique II. La partie postérieure indivise de la plaque mésodermique présente un étranglement transversal qui indique la prochaine individualisation du segment thoracique III.

La bouche commence à se manifester comme un enfoncement de l'ectoderme situé immédiatement en avant du segment mandibulaire. Les antennes sont encore actuellement les seuls membres en voie de formation, elles apparaissent comme des mamelons à droite et à gauche de la bouche, mais non en arrière de celle-ci. Si au lieu de nous contenter d'examiner un embryon par transparence, nous l'examinons par réflexion, ce qui permet d'en apprécier bien plus exactement le relief, nous constaterons que les mamelons antennaires sont réunis l'un à l'autre par un bourrelet saillant (fig. 5, *a*) passant en avant de la bouche.

Ce bourrelet est fortement incurvé et sa concavité dirigée en arrière embrasse l'orifice buccal. Si nous supposions

redressé ce bourrelet aux extrémités duquel se voient les mamelons antennaires, ceux-ci deviendraient nettement prébuccaux. Cette constatation ne nous donne-t-elle pas lieu de penser que les antennes, bien qu'elles apparaissent au niveau de la bouche (c'est-à-dire dans une région du corps qui ne peut être appelée ni prébuccale ni post-buccale), sont réellement prébuccales, bien que déviées de leur situation originelle par suite du développement excessif des lobes procéphaliques?

Ce mouvement de translation en arrière des mamelons antennaires devient bien manifeste si nous examinons des états plus avancés, qui vont nous montrer les mamelons antennaires occupant une situation nettement post-buccale. Pourtant les antennes n'en appartiennent pas moins à un zoonite prébuccal ainsi que le démontre surabondamment l'étude du système nerveux tant à sa période d'état qu'au cours de son évolution.

Stade iv. — Le troisième anneau thoracique, qui au stade précédent n'était pas encore individualisé, est maintenant complètement distinct. Les antennes n'ont changé ni d'aspect ni de situation. Immédiatement en avant de la bouche sur la ligne médiane, nous voyons l'exoderme se soulever en un petit mamelon si peu saillant encore qu'on aurait peine à le reconnaître si les cellules qui le forment en raison des phénomènes de division dont elles sont le siège, ne retenaient plus fortement les matières colorantes. Notons que ce mamelon qui va devenir le labre est parfaitement circulaire, et que rien dans sa forme ne peut nous donner lieu de supposer qu'il résulte de la soudure de deux parties primitivement distinctes.

Stade v. — Le labre fait maintenant une notable saillie en avant de la bouche et il s'est étendu transversalement. Le mamelons antennaires ont grandi; par suite de l'accroissement des lobes procéphaliques ils sont rejetés en arrière et leur situation est devenue nettement post-buccale. C'est l'examen d'états analogues à celui que nous décrivons maintenant qui a décidé la plupart des embryolo-

gistes à considérer, à tort croyons-nous, l'antenne comme un membre post-buccal.

Les mandibules, les deux paires de mâchoires, les trois paires de pattes commencent à se développer et apparaissent comme des mamelons saillants.

Les deux premiers zoonites abdominaux sont individualisés, mais un étranglement que présente la partie caudale encore indivise de la plaque mésodermique annonce la prochaine différenciation du troisième zoonite abdominal.

CONCLUSIONS.

De l'examen des quelques stades que nous venons de décrire peuvent se dégager quelques considérations morphologiques :

1° Chez l'embryon de la Mante, nous constatons que les zoonites apparaissent les uns après les autres en se différenciant régulièrement d'avant en arrière;

2° Les antennes apparaissent avant tout autre appendice;

3° Dans un travail précédent, j'ai, en me basant sur l'étude du système nerveux, soutenu à l'encontre de la plupart des embryologistes, que l'antenne appartenait à un zoonite prébuccal. L'étude du développement des membres n'infirme aucunement mon opinion, puisque au début nous voyons l'antenne apparaître non pas en arrière de la bouche, mais à côté de celle-ci. La situation post-buccale qu'occupe l'antenne aux stades plus avancés est secondaire et paraît liée au développement excessif des lobes procéphaliques;

4° Le labre apparaît bien après l'antenne;

5° Rien dans l'étude du développement de la Mante ne nous donne lieu de penser que le labre puisse être regardé comme résultant de la soudure de deux membres. Chez cet Insecte, c'est un organe impair dès l'origine.

Mais je veux être le premier à faire remarquer qu'il ne faudrait point attribuer aux faits que je viens de faire connaître une importance exagérée, car, ainsi que le dit Bal-

four (1) : « les observations sur l'ordre d'apparition des appendices sont encore trop rares pour permettre d'établir aucune généralisation. Dans un grand nombre de cas tous les appendices apparaissent à peu près en même temps, par exemple chez l'Hydrophile, mais il n'est pas certain que cela soit vrai pour tous les Coléoptères. Chez l'Abeille, selon Bütschli, les appendices apparaissent simultanément, mais d'après Kowalesky, les appendices buccaux apparaissent d'abord, puis les antennes et plus tard les appendices thoraciques. Chez les Diptères les appendices buccaux se forment d'abord, et simultanément avec eux ou un peu plus tard, les antennes. Chez les Hémiptères et les Libellulides, les appendices thoraciques sont les premiers à se former et la seconde paire des mâchoires fait son apparition avant les autres appendices céphaliques. »

Cette observation de Balfour n'a pas cessé d'être vraie.

III

DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL.

Chez les Insectes le système nerveux central se développe aux dépens d'une paire d'épaississements ectodermiques ou bourrelets primitifs qui s'étendent d'un bout à l'autre de l'embryon depuis l'extrémité caudale jusque dans les lobes procéphaliques. Dans leur région antérieure ces bourrelets se différenciant et se soudant sur la ligne médiane forment les parties si complexes qui composent le cerveau. De chaque côté de la bouche le bourrelet primitif constituera en se transformant le connectif correspondant de l'anneau œsophagien. Plus en arrière dans chaque zoonite le bourrelet se transforme en un centre ganglionnaire qui s'unit ensuite à son congénère par une commissure transverse. Entre les ganglions qu'ils forment ainsi dans chaque zoonite, les bourrelets primitifs se transforment pour constituer les

(1) Balfour, *Traité d'embryologie*, trad. franç., t. I, p. 382.

connectifs qui unissent longitudinalement tous les segments de la chaîne ventrale.

Telle est dans ses traits généraux l'histoire du développement du système nerveux des Insectes. Mais si en dehors de ces grandes lignes qu'on ne discute plus aujourd'hui, nous voulons entrer plus avant dans le détail des faits, nous ne trouvons guère que des renseignements insuffisants ou erronés, malgré les récentes recherches de Patten, Heider, Wheeler. Si j'ai pu aller plus loin que mes prédécesseurs, je le dois aux facilités toutes spéciales qu'offre l'étude de la Mante, je le dois aussi à mes recherches antérieures qui m'ont permis d'acquérir une connaissance particulière de la structure des centres nerveux des Arthropodes.

Formation des cordons nerveux embryonnaires (*bourrelets primitifs*). — Le système nerveux central tout entier (cerveau et chaîne ganglionnaire) se développe aux dépens d'une paire d'épaississements ectodermiques appelés *cordons nerveux embryonnaires* ou *bourrelets primitifs*.

Ces bourrelets primitifs s'étendent d'un bout à l'autre de l'embryon depuis le lobe procéphalique jusqu'à l'extrémité caudale. Les deux bourrelets primitifs sont à l'origine complètement séparés et ce n'est qu'à une époque relativement tardive qu'ils s'unissent sur la ligne médiane en des points qui correspondront aux commissures transverses.

Au stade VI les bourrelets primitifs sont complètement constitués ; l'examen du diagramme (fig. 3) dans lequel ils ont été indiqués par une teinte ombrée nous montre bien leur forme et leur disposition.

Nous remarquons que l'extrémité antérieure des bourrelets primitifs très élargie et fortement recourbée en dehors présente trois renflements séparés les uns des autres par des étranglements.

Le premier renflement qui doit être considéré comme la partie terminale du bourrelet primitif sera désignée au cours de ce travail sous le nom de *premier lobe protocérébral* (fig. 3,

lp1), le second sous le nom de *deuxième lobe protocérébral* (fig. 3, *lp2*).

En arrière du troisième renflement le bourrelet primitif se continue jusqu'à l'extrémité caudale de l'embryon et court parallèlement à la ligne médiane sans présenter encore trace de segmentation.

A un stade plus avancé, ainsi que le montre le diagramme (fig. 2), le troisième renflement du bourrelet primitif, s'étranglant en deux nouveaux points, s'est divisé en trois segments qui sont, en allant d'avant en arrière, le *troisième lobe protocérébral* (fig. 2, *lp3*), le *lobe deutocérébral* (fig. 2, *ldc*), le *lobe tritocérébral* (fig. 2, *ltc*). En arrière de ce dernier le bourrelet primitif s'étrangle de distance en distance au niveau de l'intervalle des zoonites.

Tel est l'aspect général sous lequel se présentent les bourrelets primitifs; mentionnons avant d'aller plus loin ce fait intéressant qu'ils se développent non d'une seule pièce et par tous leurs points à la fois, mais progressivement d'avant en arrière, aussi avant toutes les autres parties du bourrelet primitif voyons-nous apparaître le premier lobe protocérébral qui constitue l'extrémité antérieure de celui-ci. De même les modifications histologiques qui transforment le bourrelet en un centre nerveux suivent le même ordre d'apparition et se propagent également d'avant en arrière.

Avant d'étudier celles-ci, disons d'abord sommairement comment les choses se passent, il sera ensuite plus facile au lecteur de me suivre dans l'exposé détaillé des faits.

A l'origine le bourrelet primitif n'est qu'un simple épaississement de l'exoderme, c'est-à-dire une région de ce feuillet dont les cellules sont devenues columnaires et ont augmenté de volume. Bientôt ces cellules se multiplient et se divisent en deux couches, l'une superficielle (*dermatogène*), l'autre profonde (*gangliogène*). A une période plus ou moins tardive, suivant la région considérée, la couche des cellules dermatogènes se sépare de la couche des cellules gangliogènes et devient l'hypoderme.

Les cellules gangliogènes en se multipliant donnent naissance aux cellules *ganglionnaires*. Entre ces dernières se développe une substance fibrillaire qui constituera les connectifs, les commissures, les tractus fibreux, les nodules de substance ponctuée qui entrent dans la constitution définitive du système nerveux.

Tels sont dans leur généralité les phénomènes histogéniques qui s'accomplissent d'un bout à l'autre des bourrelets primitifs. Les modifications organogéniques dont elles sont concurremment le siège sont très considérables, je les résume sommairement.

Le premier lobe protocérébral formera toute la région distale du ganglion optique, c'est-à-dire la lame ganglionnaire, le chiasma externe, la masse médullaire externe.

Le deuxième lobe protocérébral formera la région proximale du ganglion optique, c'est-à-dire le chiasma interne, la masse médullaire interne et le tractus (nerf) optique.

Le troisième lobe protocérébral se soudant sur la ligne médiane avec son congénère formera toutes les parties du protocérébron comprises entre les tractus optiques.

Le lobe deutocérébral et son congénère s'unissant sur la ligne médiane par une commissure *sus-œsophagienne* forment le deutocérébron.

Le lobe tritocérébral et son congénère s'unissant sur la ligne médiane par une commissure *sous-œsophagienne* forment le tritocérébron.

Plus en arrière, dans chaque zoonite, les bourrelets primitifs s'unissent sur la ligne médiane pour constituer les ganglions de la chaîne ventrale.

Origine du premier lobe protocérébral. — Si sur des coupes successives nous examinons des embryons aux *Stades I et II*, nous reconnaissons que l'exoderme ne présente encore aucune trace de différenciation annonçant la prochaine formation des bourrelets primitifs.

Mais, au *Stade III*, dans les lobes procéphaliques l'exoderme commence à se différencier et l'on peut déjà recon-

naître l'ébauche de la partie céphalique des bourrelets primitifs. A cette période du développement examinons une coupe transversale (fig. 8) passant un peu au-dessous de la bouche. (Sur la fig. 5, représentant un embryon dans son ensemble, la ligne *xx* indique le plan par lequel passe cette section.)

Dans la partie la plus externe du lobe procéphalique nous reconnaissons que l'ectoderme s'est épaissi et que ses cellules se sont séparées en deux assises. L'assise superficielle est destinée à former la *plaque optique* (fig. 8, *po*), l'assise profonde va former le segment antérieur du bourrelet primitif auquel nous avons donné le nom de *premier lobe protocérébral* (fig. 8, *lp1*).

En dedans de cette région l'ectoderme commence à s'épaissir, mais sans s'être encore divisé en deux couches distinctes, c'est là l'ébauche du deuxième lobe protocérébral (fig. 8, *lp2*) dont nous étudierons le développement dans un chapitre suivant.

Stade V. — Examinons sur une série de coupes transversales pratiquées à cette phase du développement la partie externe des lobes procéphaliques. La coupe (fig. 10) qui passe un peu au-dessus de la bouche (1) et les coupes suivantes (fig. 11 et 12) nous montrent le premier lobe protocérébral (*lp1*) complètement séparé de la plaque optique (*po*) par une fente profonde ; il s'est en effet produit entre ces deux parties une sorte de délamination.

Le premier lobe protocérébral est maintenant complètement individualisé et séparé de l'ectoderme ; toutefois, par une partie relativement étroite de son bord interne, il se continue et s'unit avec l'ébauche du deuxième lobe protocérébral (*lp2*) non encore séparé de l'exoderme, c'est ce qu'on reconnaît aisément sur les figures 10 et 11. La coupe (fig. 12) passant en arrière de cette étroite union nous montre le

(1) Sur le dessin d'ensemble (fig. 4) d'un embryon arrivé au stade V, le plan de cette section est indiqué par la ligne *vv;* les plans par lesquels sont menées les sections 11, 12 et 13 par les lignes *xx*, *yy* et *zz*.

premier lobe protocérébral complètement séparé des parties voisines.

Des changements histologiques importants sont survenus au stade IV et ont produit une différence de structure bien marquée entre la plaque optique et le premier lobe protocérébral. La plaque optique est maintenant composée de cellules petites très nombreuses et à protoplasma peu abondant. Quant au premier lobe protocérébral, il est comme au stade précédent toujours formé d'une seule assise de cellules, mais celles-ci ont pris des caractères particuliers : elles sont remarquablement volumineuses et très riches en protoplasma.

C'est surtout sur la figure 12 qu'on remarque combien l'aspect histologique du lobe protocérébral (*lp1*) diffère de celui de la plaque optique (*po*).

Développement de la plaque optique. — Bien que je ne veuille pas aujourd'hui suivre en détail l'évolution de la plaque optique, je désire pourtant donner sur le développement de celle-ci quelques renseignements utiles au lecteur qui voudra suivre les diverses phases que parcourt le système nerveux avant d'atteindre son état parfait.

Dès l'origine, la plaque optique se continue par son bord externe avec l'amnios (*am*); c'est ce qu'on peut aisément constater en examinant les coupes 8, 10, 11, 13 *bis*, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 23, 24, 25 empruntées aux stades III, IV, V, VI, VII, VIII, IX. Cette continuité cesse à partir du stade X, la plaque optique de droite étant complètement soudée sur la ligne médiane en haut et en arrière avec sa congénère de gauche pour fermer la boîte crânienne, ainsi que nous le montrent les figures 26, 27, 28, 29, 35, 36 et 39.

Aux débuts de l'évolution elle présente dans toute son étendue la même structure et la même épaisseur, plus tard les bords libres de celle-ci s'accroissent et s'infléchissent en dedans. La plaque optique se trouve alors divisée en deux régions, une région principale ou *optogène* (*po*), et une

région réfléchie ou *dermatogène*, *po'* (fig. 13 *bis*, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 23, 24, 25).

La région optogène est très épaisse, en achevant son développement elle deviendra l'œil composé ; la région dermatogène est au contraire très mince, elle se soudera en haut et en arrière avec sa congénère pour former les téguments de la partie supérieure et postérieure de la boîte crânienne.

Développement du premier lobe protocérébral. — Nous l'avons dit plus haut, le premier lobe protocérébral est à l'origine formé par une seule assise de jeunes cellules détachées de l'exoderme par délamination. Ces éléments remarquables par leurs grandes dimensions et l'abondance de leur protoplasma vont concourir d'une manière *indirecte* à la formation des cellules nerveuses ou ganglionnaires, aussi les désignerons-nous sous le nom de *cellules gangliogènes* (fig. 11 et 12, *lp1*).

Les cellules gangliogènes, peu nombreuses au début, s'accroissent et se multiplient, mais sans changer de caractère et en restant toujours disposées sur une seule assise, c'est ce que nous reconnaissons en examinant des coupes pratiquées au stade VI (fig. 14, 15, 16, *lp1*).

Au stade VII, les cellules gangliogènes ont cessé de produire des éléments semblables à elles-mêmes ; par leur face profonde elles donnent naissance à des éléments beaucoup plus petits qu'elles, très pauvres en protoplasma, à noyau très fortement colorable par le carmin et que nous désignerons dès maintenant sous le nom de *cellules nerveuses* ou *ganglionnaires*. Aussitôt formées ces dernières se multiplient elles-mêmes très activement.

Grâce à cette prolifération, le premier lobe protocérébral de simple lame qu'il était au stade précédent est maintenant devenu un massif cellulaire, fortement convexe du côté de la plaque optique, et au contraire concave en dedans (fig. 19, 20, 21, 23, *lp1*).

Il se compose alors de deux couches cellulaires bien dis-

tinctes; l'une superficielle, c'est-à-dire répondant à la face convexe, formée par une seule assise de cellules gangliogènes (fig. 19, *cg*); l'autre profonde formée au contraire par plusieurs assises de cellules ganglionnaires (fig. 19, *cg'*).

En même temps que la couche des cellules ganglionnaires se constitue, se développe une assise de substance très finement fibrillaire. Celle-ci apparaît d'abord sur la face interne et concave du premier lobe protocérébral; elle est pour ainsi dire sécrétée (qu'on excuse la comparaison) par la surface libre de la couche des cellules ganglionnaires.

La substance fibrillaire (*sf*) une fois produite ne tarde pas à s'accroître, en même temps elle s'avance par suite d'une sorte d'invagination au milieu de la couche des cellules ganglionnaires. Les figures 19, 20, 21 et 23 rendent bien compte de cela. L'enfoncement de la substance fibrillaire me semble avoir pour cause la multiplication des cellules ganglionnaires dont la masse toujours croissante déborde celle-ci et tend à l'englober.

C'est en effet ce qui se produit; au stade VIII (fig. 24) nous constatons que la substance fibrillaire est entourée de toutes parts par une écorce de cellules ganglionnaires, pour constituer ainsi un nodule central à l'intérieur du premier lobe protocérébral.

Transformations du nodule fibrillaire central. — Le nodule fibrillaire après que les cellules ganglionnaires ont achevé de l'englober se montre sous l'aspect d'un corps aplati occupant le centre du premier lobe protocérébral et ne présentant encore aucune trace de différenciation (fig. 24, *nf*).

Mais bientôt, au stade IX (fig. 25) le nodule se divise par un étranglement en deux parties, l'une distale (fig. 25, *lg*), l'autre proximale (fig. 25, *me*).

Au stade X (fig. 27 et 28) le nodule fibrillaire a subi des transformations qui permettent dès maintenant de reconnaître avec une entière certitude les parties du ganglion optique qu'il est appelé à constituer. La partie distale (fig. 27

et 28, *lg*) du nodule a pris une texture finement striée qui nous fait reconnaître en elle la couche interne ou de substance ponctuée de la lame ganglionnaire. La partie proximale du nodule s'est divisée en deux régions bien faciles à distinguer dès maintenant grâce aux quelques noyaux (dont j'ignore d'ailleurs l'origine) qui viennent d'apparaître dans leurs points de contact. Ces deux régions sont : l'une, le *chiasma externe* (fig. 27 et 28, *che*); l'autre la masse *médullaire externe* (fig. 27 et 28, *me*). Le chiasma externe, qui est comme on le sait un faisceau de fibres entre-croisées destinées à unir la lame ganglionnaire à la masse médullaire externe, présente dès maintenant sa texture définitive.

La masse médullaire externe montre déjà cette double striation qui deviendra si caractéristique chez l'adulte et qui est due à ce que les fibrilles qui la composent se croisent presque toutes à angle droit.

Pendant que les transformations que nous venons de décrire s'accomplissent dans le nodule central de substance fibrillaire et déterminent aux dépens de celui-ci la différenciation de la lame ganglionnaire, du chiasma externe, et de la masse médullaire externe; l'écorce cellulaire qui enveloppe le nodule subit des modifications concomitantes très importantes et que nous allons faire connaître. Cette écorce se compose, nous l'avons dit, d'une couche de cellules gangliogènes et d'une couche plus profonde de cellules ganglionnaires. Voyons de quels phénomènes chacune de ces parties va être le siège.

Déchéance vitale des cellules gangliogènes. — Au moment où il se constitue en se séparant de l'exoderme, le premier lobe protocérébral est formé par une simple assise de grandes cellules à protoplasma abondant que j'ai décrites sous le nom de cellules gangliogènes (fig. 14, 15, 16, *lp1*). Cette assise cellulaire produit des éléments qui diffèrent des siens propres et s'accumulent à sa face profonde; ce sont des cellules ganglionnaires (fig. 19, *cg'*). Les cellules gangliogènes per-

dent leur puissance formatrice dès qu'elles ont produit un certain nombre de cellules ganglionnaires, alors elles dégénèrent tandis que les cellules ganglionnaires se multipliant activement déterminent dorénavant à elles seules l'accroissement du premier lobe protocérébral. C'est ce dont le lecteur se convaincra aisément en examinant comparativement des coupes pratiquées aux stades VII, VIII, IX et X.

Au stade VII le premier lobe protocérébral a l'aspect d'un corps réniforme dont le grand axe est antéro-postérieur et dont le bord convexe est externe : c'est ce que montre bien le diagramme (fig. 3, *lp1*). Une coupe transversale pratiquée à cet état du développement, nous montre toute la surface convexe du lobe formée par l'assise (*cg*) de cellules gangliogènes, laquelle recouvre complètement la couche de cellules ganglionnaires à laquelle elle a donné naissance (fig. 19).

Au stade VIII les cellules ganglionnaires se sont multipliées alors que les cellules gangliogènes ont définitivement cessé de s'accroître. Aussi ces dernières sont-elles débordées par les cellules ganglionnaires et ne recouvrent-elles plus qu'une partie restreinte de la surface du lobe protocérébral (fig. 24).

Au stade IX le premier lobe protocérébral s'est beaucoup accru grâce à la prolifération des cellules ganglionnaires. Quant aux cellules gangliogènes depuis longtemps inertes elles ne constituent plus qu'une bande étroite (fig. 25, *bpl*), étendue d'avant en arrière sur la surface externe du premier lobe protocérébral. Cette bande pressée de part et d'autre par la multiplication incessante des cellules ganglionnaires commence à se plier longitudinalement sur elle-même en forme de gouttière pour s'enfoncer comme un coin dans la masse des cellules ganglionnaires.

Au stade X ce mouvement d'inflexion est achevé et la bande que forment les cellules gangliogènes est complètement repliée en une gouttière dont les lèvres se touchent presque (fig. 26, 27, 28, 29, *bpl*). Aussi cette gouttière vue

sur des coupes transversales se montre-t-elle sous la forme de la lettre U. Elle est complètement enfoncée au sein de la masse des cellules ganglionnaires.

Ce n'est pas seulement dans sa forme générale que la bande de cellules gangliogènes a subi d'importantes modifications, ses éléments eux-mêmes se sont modifiés dans leur intime structure. Ils montrent des signes évidents de décrépitude; beaucoup de cellules gangliogènes ont déjà disparu, les autres sont en voie d'atrophie; celles qui subsistent encore sont devenues columnaires, leur protoplasma s'est réduit et comme desséché, leur noyau s'est allongé et s'est rapetissé, si bien qu'elles présentent maintenant une ressemblance des plus manifestes avec les cellules hypodermiques d'un Insecte adulte.

Il y a plusieurs années déjà en étudiant la structure du ganglion optique de quelques larves de Diptères (1), j'ai découvert cette curieuse gouttière d'aspect hypodermique enfoncée ainsi qu'un coin au sein de la masse des cellules nerveuses. Je l'avais appelée *bourrelet périlaminaire* pour rappeler les rapports de situation qu'elle affecte avec la *lame ganglionnaire*. C'est un nom qu'on peut lui conserver. Lors de mes premières recherches j'avais vainement tenté de découvrir la signification morphologique de cette singulière formation.

Aujourd'hui, je suis allé plus avant, je viens de dire quelle était son origine, j'ai pu de plus déterminer sa destinée et reconnaître qu'au cours du développement, elle était appelée à disparaître, par suite d'une atrophie complète et d'une résorption de ses éléments.

Au stade XI (fig. 39, *bpl*), elle est arrivée à sa dernière étape et n'est plus représentée que par quelques noyaux atro-

(1) *Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XIV, 1882) et *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Troisième mémoire. Le ganglion optique de quelques larves de Diptères* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XIX).

phiés, un peu plus tard ces derniers vestiges ont totalement disparu.

En résumé le bourrelet périlaminaire doit être considéré comme le reliquat de la couche des cellules gangliogènes.

Transformation de l'écorce ganglionnaire du premier lobe protocérébral. — Aussitôt que la substance fibrillaire a été englobée par les cellules ganglionnaires pour devenir un nodule central, des différenciations se manifestent dans cette écorce cellulaire.

Dans l'écorce cellulaire se creuse un profond sillon qui court d'avant en arrière, parallèlement au bourrelet périlaminaire.

L'étroite bande d'écorce comprise entre ce sillon et le bourrelet périlaminaire formera la couche externe ou cellulaire (*lg'*) de la lame ganglionnaire. C'est ce dont le lecteur se rendra bien compte en examinant au stade VIII, la figure 24 au stade IX, la figure 25, au stade X, les figures 26, 27, 28, 29 et au stade XI, la figure 39.

En même temps qu'elle s'individualise la couche externe de la lame ganglionnaire revêt les caractères qui la distinguent chez l'adulte, ses cellules qui resteront toujours de taille extrêmement réduite s'ordonnent en files régulières comme des grains de chapelet (fig. 29, *lg*).

Après que la couche cellulaire de la lame ganglionnaire s'est ainsi individualisée, le reste de l'écorce se différencie à son tour, mais tardivement et seulement après le stade X.

Au stade XI (fig. 39) nous remarquons qu'un nouveau sillon s'est creusé dans l'écorce; celle-ci se trouve ainsi divisée en trois parties bien distinctes *me'*, *me''*, *me'''*.

La partie *me'* (fig. 39) recouvre le chiasma externe, elle est constituée par des cellules petites à protoplasma très réduit dont les prolongements s'insinuent entre les fibres du chiasma et pénètrent dans la face distale (1) de la masse médullaire externe.

(1) C'est-à-dire la face qui s'unit aux fibres du chiasma externe, la face proximale est celle qui s'unit au chiasma interne.

La partie *me″* (fig. 39) recouvre le bord antérieur de la masse médullaire externe, elle est composée de cellules volumineuses à protoplasma abondant dont les prolongements s'enfoncent dans le bord externe de la masse médullaire externe et cheminent dans la substance de celle-ci parallèlement à ses faces distale et proximale.

La partie *me‴* (fig. 39) recouvre le chiasma interne, elle est composée de cellules très petites; les fibres émises par ces dernières s'insinuent entre les fibres du chiasma interne et vont gagner la face proximale de la masse médullaire externe.

Développement des fibres post-rétiniennes. — Chez l'Insecte adulte l'œil composé est réuni au ganglion optique par des fibres connues sous le nom de fibres post-rétiniennes. Ces fibres sont tantôt écartées les unes des autres et comme dissociées, tantôt groupées en un faisceau serré présentant l'aspect d'un vrai nerf. Dans tous les cas, elles partent des ommatidies, se dirigent vers le ganglion optique, s'insinuent entre les cellules de la couche externe de la lame ganglionnaire, pour s'enfoncer ensuite dans la couche interne (fibrillaire) de cette même lame.

La plaque optique qui formera l'œil composé, et le premier lobe protocérébral dont la lame ganglionnaire n'est qu'une partie s'étant différenciés par suite du dédoublement de l'exoderme en deux feuillets, on peut être tenté de considérer les fibres post-rétiniennes comme des étirements protoplasmiques unissant les cellules de la plaque optique à celles du premier lobe protocérébral et ayant persisté malgré l'écartement de ces deux parties.

C'est une hypothèse séduisante et qui apporterait un appui à la théorie démodée de Hensen sur la formation des nerfs par étirements protoplasmiques.

Quoique mon esprit ait été à l'origine prévenu en faveur de cette hypothèse, je n'ai pu rencontrer un seul fait qui tende à la confirmer.

Examinons la série des coupes transversales pratiquées

chez un embryon arrivé au stade V. Sur la figure 10, la plaque optique *po* est complètement séparée du premier lobe protocérébral *lp1*. Les coupes suivantes pratiquées plus en arrière (fig. 11 et 12) nous montrent également ces deux parties parfaitement distinctes l'une de l'autre, pourtant tout à fait en dehors elles sont encore en contact sur un point; nous pourrions supposer qu'en ce point de très courts filaments protoplasmiques les unissent l'une à l'autre.

L'observation du stade VI (fig. 13, 14, 15, 16, 17) nous montre que le lobe protocérébral s'est davantage écarté de la plaque, toutefois sur un point très étroit (fig. 14) le contact entre ces deux parties subsiste encore.

Mais examinons le stade VII, et parcourons toute la série des coupes qu'il a fournies; aucune d'elles ne nous montre une apparence qui puisse nous faire supposer qu'il a persisté un tractus protoplasmique, un trait d'union quelconque entre le lobe protocérébral et la plaque optique (fig. 19, 20, 21), partout ces deux parties sont largement écartées l'une de l'autre.

C'est seulement beaucoup plus tard, au stade X, qu'apparaissent les fibres post-rétiniennes. A ce moment elles se montrent sous l'aspect d'un tractus fibrillaire (fig. 29, *fpr*) légèrement pigmenté, unissant la lame ganglionnaire à la plaque optique en train de se transformer en œil composé.

En somme, je crois pouvoir affirmer que les fibres post-rétiniennes ne sont point des tractus protoplasmiques, persistant entre le premier lobe protocérébral et la plaque optique. En effet, ces deux parties se montrent, à un moment du développement, complètement séparées l'une de l'autre, et les fibres post-rétiniennes n'apparaissent que plus tard.

Il est probable que les fibres post-rétiniennes ont un accroissement centrifuge et une origine analogue à celle des nerfs ordinaires. C'est-à-dire qu'elles naissent de la lame ganglionnaire pour s'avancer vers la plaque optique et s'y terminer.

Translation de la lame ganglionnaire. — Nous venons de montrer comment le premier lobe protocérébral, à l'origine simple assise de cellules, s'est peu à peu transformé pour donner naissance aux fibres post-rétiniennes, à la lame ganglionnaire, au chiasma externe, à la masse médullaire externe, et aux divers groupes de cellules annexées à cette dernière.

Il nous reste à faire connaître les importants changements de position dont ces parties deviennent le siège peu avant l'éclosion de l'Insecte alors que depuis bien longtemps elles ont acquis individuellement la structure qu'elles doivent conserver toujours. Ces changements de position paraissent avoir surtout pour point de départ une translation centrifuge de la lame ganglionnaire.

Si nous examinons au stade X, alors que toutes les parties du ganglion optique sont formées, une coupe transversale (fig. 27, 28, 29) de la tête d'un embryon de Mante, nous constatons que le ganglion optique présente dans l'arrangement des parties qui le composent une disposition identique à celle que j'ai décrite chez quelques larves de Diptères appartenant aux genres *Musca*, *Eristalis*, *Stratiomys* (1).

Chez l'embryon de la Mante comme chez la larve des Diptères sus-mentionnés, ce qui caractérise le ganglion optique, c'est que les parties qui le constituent, au lieu d'être écartées et disjointes, comme cela s'observe chez les Insectes adultes, sont resserrées et agglomérées en une masse compacte.

J'ai montré que chez les Diptères, au cours du développement post-embryonnaire, au moment de la métamorphose, les parties constitutives du ganglion optique s'écartent et se dissocient. Un phénomène tout à fait identique se produit chez la Mante un peu avant l'éclosion. Les fibres

(1) H. Viallanes, *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés*, 3e mémoire. *Le ganglion optique de quelques larves de Diptères* (*Ann. sc. nat.*, 6me série, t. XIV).

post-rétiniennes se raccourcissent beaucoup, la lame ganglionnaire entraînée au dehors, en raison de ce raccourcissement, émigre (1) hors du premier lobe proto-cérébral dans l'écorce duquel elle était encastrée, elle se met en contact presque immédiat avec la limitante interne de l'œil composé et s'étale en dedans de celle-ci.

Dans ce mouvement de translation en dehors, la lame ganglionnaire s'écarte de la masse médullaire externe qu'elle touchait presque; aussi les fibres du chiasma externe s'allongent-elles beaucoup.

Entraînée par le même mouvement, la masse médullaire externe s'éloigne, elle aussi, de la masse médullaire interne, il en résulte une élongation des fibres du chiasma interne.

En même temps que la lame ganglionnaire émigre et se transporte en dehors, la masse médullaire externe subit un mouvement de rotation et ses faces principales deviennent sensiblement parallèles à la lame.

Je regrette de ne pouvoir publier dans ce travail le dessin d'une coupe du ganglion optique d'une Mante adulte, ce qui aurait permis de comprendre plus aisément le mouvement de translation que je viens de décrire; le lecteur pourra combler cette lacune indépendante de ma volonté, en se reportant à mon dernier travail sur le cerveau des Insectes (2); il y trouvera, à la page 22, le dessin de la coupe du ganglion optique du *Caloptenus,* qui a une configuration presque absolument identique à celui de la Mante.

Je ne veux pas clore ce chapitre sans faire remarquer au lecteur que cette similitude constatée dans la constitution du ganglion optique d'une larve de Diptère et d'un embryon de Mante nous conduit à formuler une conclusion intéressante, à savoir : que le ganglion optique d'une larve de Mouche, d'Eristale ou de Stratiome est un ganglion typi-

(1) Ce mouvement commence à se produire au stade X, il est déjà très manifeste sur la figure 39.

(2) H. Viallanes, *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés*, 5e mémoire. *Le cerveau du Criquet* (*Ann. sc. nat. zool.*, 7e série, t. IV).

quement embryonnaire, dont l'évolution s'est arrêtée durant la vie larvaire, pour reprendre normalement son cours au moment de la métamorphose (1).

Tous les anatomistes qui se sont occupés de l'étude morphologique des Arthropodes ont considéré l'écartement des parties constitutives du système nerveux comme un état premier, leur concentration comme un état secondaire. En ce qui concerne la première région du cerveau, cette hypothèse est en contradiction formelle avec les faits; plus loin nous verrons que relativement au reste de la chaîne nerveuse, elle ne peut être admise qu'avec de grandes réserves.

Développement du deuxième lobe protocérébral. — L'évolution du système nerveux se poursuit, comme nous l'avons dit, régulièrement d'avant en arrière, aussi voyons-nous le deuxième lobe protocérébral commencer son évolution un peu après le premier. L'examen des diagrammes (fig. 3, 2, et 1) fournis par les stades VI VII, et VIII, montre bien la forme et les rapports du deuxième lobe protocérébral aux diverses phases du développement embryonnaire.

Le deuxième lobe protocérébral qui doit former, comme nous l'avons dit, la masse médullaire interne, est le siège de phénomènes histogéniques un peu différents de ceux que nous avons observés dans le premier lobe protocérébral; ces différences, quand on les analyse soigneusement, sont en réalité très minimes et proviennent simplement de ce que le deuxième lobe protocérébral se sépare de l'exoderme alors qu'il a presque complètement achevé son développement; tandis que le premier lobe protocérébral se sépare de l'exoderme alors qu'il n'est encore représenté que par une simple assise de cellules.

(1) La dilatation post-embryonnaire du ganglion optique ne s'observe pas seulement chez des Insectes à métamorphose complète, dans un précédent travail j'ai montré que chez la Libellule, au moment de la nymphose, le ganglion optique se dilatait par suite de l'émigration et de la translation de la lame ganglionnaire vers la périphérie. Voy. H. Viallanes, *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés*, 2e mémoire. *Le ganglion optique de la Libellule* (*Ann. sc. nat. zool.*, 6e série, t. XVIII).

Cette hâtive séparation d'avec l'exoderme est propre au premier lobe protocérébral et, dans tout le reste de la chaîne nerveuse, les choses se passent comme dans le deuxième lobe. Aussi la description que nous allons donner des phénomènes histogéniques dont le deuxième lobe est le siège s'applique-t-elle également au troisième lobe protocérébral, aux lobes deutocérébral et tritocérébral et à tous les ganglions de la chaîne ventrale.

Dans la région où doit se former le deuxième lobe protocérébral, l'exoderme s'épaissit par suite de l'accroissement de ses cellules qui prennent en même temps une forme columnaire (fig. 8, *lp2*). Bientôt ces cellules, se divisant, se disposent sur plusieurs couches et forment ainsi un épais massif cellulaire (fig. 10 et 11, *lp2*) dont les éléments sont primitivement tous semblables les uns aux autres. Mais une différenciation ne tarde pas à se produire; les cellules de la couche superficielle restent relativement petites (elles méritent le nom de cellules *dermatogènes*) ; les cellules de la couche profonde grandissent beaucoup, ce sont les cellules *gangliogènes*. C'est ce qu'on reconnaît déjà très nettement au stade VI (1).

Au stade VII, cette différenciation en cellules dermatogènes (*d*) et gangliogènes (*cg*) est complète et bien manifeste dans toute l'étendue du deuxième lobe protocérébral (fig. 19, 20, 21). En même temps qu'elles se différencient d'avec les cellules dermatogènes, les cellules gangliogènes produisent par leur face profonde des éléments plus petits qu'elles, à protoplasma réduit et à noyau très riche en chromatine ; ce sont les *cellules ganglionnaires* (fig. 15, *cg'*). Ces éléments se multiplient eux-mêmes rapidement et s'accumulent en une couche épaisse, si bien que le deuxième lobe protocérébral (*lp2*) se montre en coupe sous l'aspect suivant : immédiatement en dedans de la couche des cellules dermatogènes (*d*) se trouve la couche des cellules gangliogènes (*cg*) ; puis, en

(1) Voyez fig. 15 en *lp2*, *d* (*cellules dermatogènes*), *g* (*cellules gangliogènes*) et aussi sur les figures 14 et 16 (mêmes lettres que pour la figure 15).

dessous de cette dernière, un épais massif de cellules ganglionnaires (*cg'*).

C'est ce qu'on constate également d'une manière tout à fait nette sur la coupe sagittale n° 37.

Au cours du développement, la couche des cellules dermatogènes se modifie peu à peu et forme l'hypoderme qui recouvre la partie correspondante du deuxième lobe protocérébral. Quand cette modification est achevée, la couche des cellules gangliogènes s'écarte de celle des cellules dermatogènes transformées en hypoderme, et la séparation du centre nerveux d'avec les téguments est complète et définitive. C'est ce dont on se rend aisément compte en examinant des coupes pratiquées aux stades VII, VIII, IX, X (fig. 21, 24, 25, 27).

Dans le deuxième comme dans le premier lobe protocérébral les cellules gangliogènes n'ont qu'une existence éphémère ; dès qu'elles ont produit un certain nombre de cellules ganglionnaires elles cessent de se multiplier et dépérissent. Devant l'envahissement des cellules ganglionnaires dont la multiplication très rapide détermine l'accroissement du centre nerveux, la couche des cellules gangliogènes est disloquée et dissociée (fig. 24). Puis ces cellules gangliogènes dégénèrent ; beaucoup d'entre elles sont déjà résorbées au stade IX (fig. 25), si bien qu'au stade suivant on en découvrirait à peine quelques derniers débris (fig. 26).

Quant à la substance fibrillaire, elle apparaît dans le deuxième lobe exactement comme dans le premier lobe ; c'est-à-dire qu'elle se montre d'abord sur la surface profonde de la couche des cellules ganglionnaires, puis refoulée et débordée par la multiplication de ces éléments, elle s'enfonce au milieu d'eux par suite d'une sorte d'invagination pour former ainsi un nodule central.

C'est ce que nous montre bien nettement la coupe sagittale n° 37, pratiquée chez un embryon arrivé au stade VII. J'attire tout particulièrement l'attention du lecteur sur cette préparation qui, bien que rigoureusement dessinée d'après

nature, peut pourtant être considérée comme un véritable schéma de la structure embryonnaire des centres nerveux de l'Insecte. Cette coupe passant par le deuxième lobe protocérébral (*lp2*) et par le troisième lobe protocérébral (*lp3*) nous montre ceux-ci formés par trois couches superposées parfaitement distinctes et qui sont, en allant de dehors en dedans : 1° les cellules gangliogènes (*cg*) disposées sur une seule assise en dedans de la couche également simple des cellules dermatogènes (*d*) ; 2° la couche des cellules ganglionnaires (*cg'*) ; 3° la couche de substance fibrillaire (*sf*).

Le nodule fibrillaire central du deuxième lobe protocérébral deviendra la masse médullaire externe aisément reconnaissable au stade X (fig. 27, 28, 35, *mi*). Au stade suivant (fig. 39, *mi*) cette masse a revêtu sa forme et ses caractères définitifs et est déjà comme chez l'adulte divisée par une ligne parallèle à sa face distale en deux parties ou *capsules*.

Quant aux cellules ganglionnaires qui ont pris naissance dans le deuxième lobe protocérébral, elles formeront les groupes de cellules dont les prolongements se perdent dans la masse médullaire externe.

Le *chiasma interne* (c'est-à-dire le faisceau de fibres entrecroisées qui réunit la face distale de la masse médullaire interne, avec la face proximale de la masse médullaire interne) apparaît sous forme d'un faisceau fibrillaire dans l'étranglement qui sépare le premier lobe du deuxième lobe protocérébral (fig. 25, 28, 35, 39, *chi*).

De même le *tractus optique*, c'est-à-dire l'ensemble des fibres qui réunissent la masse médullaire interne aux parties plus profondes du cerveau se forme dans la partie étranglée qui sépare le deuxième du troisième lobe protocérébral (fig. 25, 27, 28, 35, 36, 39, *to*).

Développement du troisième lobe protocérébral. — Les diagrammes 3, 2, 1, empruntés aux stades VI, VII, X, nous montrent bien la forme et les rapports que le troisième lobe protocérébral (*lp3*) présente aux différentes époques du développement.

Le troisième lobe protocérébral est le siège de phénomènes identiques à ceux que nous avons décrits pour le deuxième lobe. Ici comme dans le reste du système nerveux les cellules gangliogènes, après s'être différenciées d'avec les cellules dermatogènes, donnent naissance aux cellules ganglionnaires qui se multiplient activement. (Voir les coupes pratiquées aux stades V, VI et VII, fig. 10, 11, 12, 15, 16, 19, 20, 21, *lp3*.)

Comme dans le deuxième lobe protocérébral, la substance fibrillaire (fig. 22, *sf*) se forme à la surface profonde de la couche des cellules ganglionnaires pour être plus tard englobée au sein de ces éléments et former ainsi un nodule fibrillaire central.

Les deux bourrelets primitifs d'où dérive tout le système nerveux central restent complètement séparés l'un de l'autre encore après le stade VI. (Voyez (1) le diagramme 3.)

C'est seulement à partir du stade VII que les bourrelets primitifs commencent à se souder de distance en distance sur la ligne médiane pour constituer les commissures transversales.

La première soudure qui s'effectue entre les deux moitiés de l'ébauche du système nerveux est celle qui réunit le troisième lobe protocérébral avec son congénère. Au stade VII (fig. 2) cette soudure est la seule qui se soit encore produite : voici comment elle s'effectue :

Après que la substance fibrillaire a commencé à se former contre la surface profonde du troisième lobe protocérébral, celui-ci se soude sur la ligne médiane avec son congénère à l'aide d'un mince tractus formé seulement de quelques cellules ganglionnaires et à la face interne duquel se continue la substance fibrillaire (fig. 21, *ct*). Ainsi s'établit une union entre le lobe protocérébral de droite et celui de gauche (2).

(1) Une coupe sagittale bien orientée, pratiquée selon le plan médian avant le stade VII, ne rencontre aucune partie de système nerveux, les deux bourrelets primitifs étant partout écartés de la ligne médiane (fig. 38).

(2) Heider dans son travail (*Die Embryonalentwikelung von Hydrophilus*

Le nodule fibrillaire du troisième lobe protocérébral, son congénère, la soudure qui les a réunis, se modifient au cours du développement et ordonnant les fibrilles qui entrent dans leur constitution, se transforment et se différencient pour donner naissance à toutes les parties du protocérébron comprises entre le tractus optique de droite et celui de gauche et dont les principales sont chez l'adulte : les *lobes protocérébraux* (proprement dits), les *corps pédonculés*, le *protocérébron moyen*, le *pont des lobes protocérébraux* (1).

Au stade 11 toutes ces parties sont déjà très nettement différenciées, sur la figure 39; nous pouvons distinguer les lobes protocérébraux *lpc*, la tige du corps pédonculé *cp*, le corps central *cc*.

Développement des lobes deutocérébraux et tritocérébraux. — Les phénomènes histogéniques que nous avons vu se produire dans le deuxième et dans le troisième lobe protocérébral se propagent de proche en proche d'avant en arrière.

Ils se manifestent d'abord dans le lobe deutocérébral *ldc* (fig. 1, 2, 17, 23, 29, 30, 34, 35, 36), celui-ci et son congénère, se réunissant sur la ligne médiane par une commissure *sus-œsophagienne*, formeront l'ensemble du deutocérébron. Il est à remarquer que cette commissure est très intimement

piceus) prétend (p. 55-56) que la commissure qui réunit les deux moitiés du ganglion sous-œsophagien provient non seulement de la soudure directe de ces deux moitiés primitivement séparées. Mais qu'en outre une invagination ectodermique, se produisant sur la ligne médio-dorsale en même temps que cette soudure se constitue, vient se mettre en contact avec cette dernière et concourir à sa formation.

Je doute beaucoup que l'interprétation de M. Heider soit exacte, même en ce qui concerne l'Hydrophile; l'invagination dont il parle ne serait-elle point simplement une formation appartenant au squelette dermique, et affectant seulement avec le système nerveux des rapports de voisinage?

Dans tous les cas, rien de semblable ne se produit chez la Mante, car chez cet Insecte l'union des deux lobes proto-cérébraux est complète et définitivement achevée, alors que les lobes pro-céphaliques ne sont pas encore soudés sur la ligne médiane pour fermer en arrière la boîte crânienne.

(1) Voir pour la description de ces parties mon travail : *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés*, 1er mémoire. *Le cerveau du Criquet* (*Ann. sc. nat. zool.*, 1887).

appliquée contre la commissure des lobes protocérébraux et se confond avec elle (fig. 33, *c*). C'est seulement tout à fait à la fin du développement que chaque lobe protocérébral se différencie en deux parties qui sont le *lobe olfactif* et le *lobe dorsal*.

Les mêmes phénomènes histogéniques se poursuivent dans les lobes tritocérébaux *ltc* (fig. 1, 2, 31, 32, 34, 35, 36), qui s'unissent l'un à l'autre sur la ligne médiane par une commissure *sous-œsophagienne*. Cette *commissure tritocérébrale* (*ctc*) est désignée depuis longtemps sous le nom de *commissure transverse de l'anneau œsophagien* par les anatomistes qui avant mes recherches en ignoraient la signification morphologique. Sur les coupes transversales n° 31 et n° 32, la commissure tritocérébrale *ctc* est comprise dans le plan de la section ; sur la coupe sagittale n° 33, elle est transversalement sectionnée.

Plusieurs embryologistes et entre autres M. Patten, pour ne citer que le plus récent, regardent le zoonite qui porte le labre comme situé *en avant* du zoonite qui porte les antennes.

Cette opinion basée exclusivement sur l'examen des parties extérieures de l'embryon, et sans que ses défenseurs aient eu connaissance des recherches qui m'ont amené à conclure à l'existence chez l'Insecte de trois zoonites prébuccaux ; le premier portant les yeux, le deuxième les antennes, le troisième le labre ; cette opinion, dis-je, est en opposition évidente avec les faits que nous fournit l'histoire du développement du système nerveux.

Sans parler de l'examen des coupes transversales successives qui pourrait tromper, ne suffit-il pas de considérer les diagrammes 1, 2 et 3, la coupe sagittale 34, les coupes latérales 35 et 36 pour se convaincre que : 1° les lobes protocérébraux *lp1*, *lp2*, *lp3*, innervant les yeux se développent à l'extrémité antérieure du bourrelet primitif ; 2° le lobe deutocérébral (*ldc*) innervant l'antenne se développe immédiatement en arrière de ceux-ci ; 3° le lobe tritocérébral *ltc* innervant le labre en arrière du lobe deutocérébral.

Développement du système nerveux viscéral impair. — Le système nerveux viscéral impair d'un Insecte adulte se compose de trois ganglions médians, réunis l'un à l'autre par un filet nerveux qu'on appelle le nerf récurrent ; le plus antérieur de ceux-ci, le plus connu de tous, et qu'on désigne sous le nom de ganglion frontal est relié au système nerveux central par une paire de filets nerveux connus sous le nom de racines du ganglion frontal (chacune de celles-ci réunissant ce ganglion frontal au lobe tritocérébral correspondant).

Les trois ganglions qui composent le système nerveux viscéral impair se développent aux dépens de la paroi du stomodeum, qui s'invagine sur la ligne médio-dorsale pour les former. Cette invagination s'oblitère en se séparant du stomodeum, et entre ses cellules qui deviennent des cellules nerveuses apparaît la substance fibrillaire qui constitue la partie centrale du ganglion (c'est ce qu'a décrit M. Heider ; toutefois cet auteur n'a observé que le ganglion frontal, les deux autres ganglions viscéraux lui ont échappé).

La coupe sagittale n° 33, pratiquée suivant le plan médian chez un embryon au stade X, fait bien comprendre la disposition du système nerveux viscéral embryonnaire, qui se montre appliqué sur la face postérieure ou dorsale du stomodeum ; sur cette figure on reconnaît le ganglion frontal *gf*, le deuxième ganglion viscéral *gv2*, le troisième ganglion viscéral *gv3* ; ces trois ganglions sont réunis l'un à l'autre par le nerf récurrent *nr*.

La coupe transversale pratiquée au même stade (fig. 22) et intéressant le stomodeum *st*, et le troisième ganglion viscéral *gv3*, nous montre bien les rapports de ces deux parties.

Tandis que chez l'Insecte adulte le ganglion frontal se trouve reporté très en avant du cerveau, et que par conséquent les racines qui le réunissent à celui-ci ont une longueur relativement considérable ; chez l'embryon, au contraire, le ganglion frontal (fig. 31, *gf*) est très rapproché des lobes tritocérébraux *ltc*, par conséquent les racines (fig. 32, *rv*), qui l'unissent à ceux-ci, sont très courtes et inti-

mement appliquées contre la face antérieure de l'œsophage *oe* ; de plus ces mêmes racines sont proportionnellement beaucoup plus volumineuses que chez l'adulte ; il en résulte que l'ensemble constitué par le ganglion frontal et ses deux racines forme une sorte de pont traversant l'anneau œsophagien en avant de l'œsophage (fig. 1, *fg*). C'est là une disposition tout à fait analogue à celle qui s'observe chez les Myriapodes et qu'a décrite M. Saint-Rémy (1).

Développement des nerfs. — Les nerfs sortent des centres nerveux sous forme de bourgeons arrondis à leur extrémité ; ils croissent du centre à la périphérie, et s'avancent en se divisant en rameaux secondaires vers les points du corps où ils doivent se terminer.

Le deutocérébron donne naissance aux nerfs antennaires ; (fig. 30, *an*) ; le tritocérébron aux nerfs du labre (fig. 31, *nl*), le ganglion mandibulaire aux nerfs des mandibules, etc.

Développement de la chaîne ventrale. — La chaîne ventrale se développe aux dépens de la partie post-orale des bourrelets primitifs (diagramme 3, *bpr*). Dans chaque zoonite les bourrelets primitifs forment un renflement (diagramme 2, *bpr*). Chacun de ces renflements, devenant le siège de phénomènes histogéniques identiques à ceux que nous avons décrits dans les lobes cérébraux, se transforme en un centre ganglionnaire qui s'unit sur la ligne médiane avec son congénère par une double commissure transversale. Entre les ganglions qui naissent ainsi dans chaque zoonite, les bourrelets primitifs se transforment pour constituer les connectifs qui unissent longitudinalement les segments successifs de la chaîne ventrale.

Je ne veux pas entrer dans plus de détails à ce sujet, mais seulement attirer l'attention du lecteur sur l'aspect très intéressant, au point de vue morphologique, qu'offre la chaîne ventrale examinée chez un embryon au stade X. (Voir le diagramme n° 1, dans lequel la substance blanche

(1) M. Saint-Rémy, *Recherches sur le système nerveux des Arthropodes trachiates* (*Arch. zool. exp.*, 2e série, t. V *bis*, 1890).

ou fibrillaire a été figurée en gris foncé et la substance grise ou cellulaire en gris clair.)

La chaîne ganglionnaire s'étend depuis la bouche jusqu'à l'anus *a;* elle est composée de 15 segments qui sont : le ganglion mandibulaire *md*, le ganglion de la première mâchoire *mx1*, le ganglion de la deuxième mâchoire *mx2*, ou lèvre inférieure, les 3 ganglions thoraciques *th* 1, 2, 3, et les 9 ganglions abdominaux *ab* 1-9. Chacun de ces ganglions est logé dans le zoonite correspondant.

Le ganglion mandibulaire et les deux ganglions maxillaires sont fusionnés en une masse unique (ganglion sous-œsophagien), mais des étranglements qui intéressent à la fois la substance grise et la substance blanche marquent bien leur limite (1).

Tous les autres ganglions de la chaîne ventrale sont parfaitement distincts les uns des autres. Mais tandis que chez l'adulte la substance grise ou cellulaire revêt seulement les ganglions, ici les connectifs aussi bien que les ganglions sont englobés par cette substance.

Chez l'adulte chaque ganglion se compose de deux masses médullaires se touchant sur la ligne médiane, ici au contraire les ganglions sont formés de deux masses médullaires symétriques très écartées de la ligne médiane et réunies par une commissure individualisée. Cette commissure est composée de deux faisceaux, très nettement distincts dans les trois segments thoraciques et dans les premiers segments abdominaux.

En somme, chez l'embryon l'ensemble des parties de substance blanche qui entrent dans la constitution de la chaîne ventrale représentent donc une échelle de corde. Les connectifs figurent les montants, les commissures les échelons, les masses ganglionnaires les nœuds. L'ensemble de cette échelle de substance blanche est noyé au sein des cellules qui composent la substance grise.

(1) Voyez aussi fig. 38, *md*, *mx1*, *mx2*.

Si j'insiste sur la disposition que présente la chaîne ganglionnaire de l'embryon, c'est pour montrer dans quel défaut peuvent tomber les anatomistes qui veulent faire de la dilatation longitudinale de la chaîne nerveuse le critérium de l'infériorité d'un type zoologique.

A en juger par les documents que nous fournit l'embryologie, ce qui caractérise la chaîne nerveuse primitive, c'est d'avoir chacun de ses segments logé dans les zoonites correspondants ; ses commissures transversales dilatées ; ses connectifs courts et entièrement revêtus de cellules ganglionnaires.

Bourrelet ectodermique intraganglionnaire. — Avant de clore le présent travail, il me reste à décrire une curieuse formation ectodermique que je désignerai sous le nom de bourrelet intra-ganglionnaire, elle apparaît au cours du développement pour disparaître avant l'éclosion. Ce qui me décide à parler aujourd'hui de cet organe transitoire, c'est qu'il affecte les rapports de situation les plus intimes avec le système nerveux central, bien qu'il ne paraisse concourir en aucune manière à la constitution de celui-ci.

Immédiatement en dedans de la plaque optique, l'ectoderme, sur un point très nettement limité, se déprime sur une fossette bien facile à constater au stade VII, même par la simple observation de l'embryon préparé *in toto* et observé soit à la lumière directe soit à la lumière réfléchie (1).

Au point que nous indiquons l'ectoderme s'invagine en forme de doigt de gant ; et cette invagination que nous désignerons sous le nom de *bourrelet intraganglionnaire* (fig. 19, *big*) s'insinue entre le premier et le deuxième lobe protocérébral (2).

Un peu plus tard, au stade IX, cette invagination s'étranglant à son point d'origine se sépare de l'exoderme et reste complètement indépendante des téguments de l'embryon ; en même temps sa cavité s'est oblitérée. Le bourrelet intraganglionnaire (fig. 25, *big*) se présente alors sous l'aspect

(1) Voir le diagramme (fig. 2, *big*).
(2) Voir les figures 20, 21 et 24 *big*.

d'un boudin cylindrique plein, formé de cellules d'apparence hypodermique fortement tassées les unes contre les autres ; il est contourné sur lui-même, et son extrémité effilée est venue s'appliquer contre le chiasma interne (*chi*) et se loger dans l'espace compris entre la masse médullaire interne (*mi*) et la masse médullaire externe (*me*) (1).

Après le stade X, le bourrelet intraganglionnaire entre en voie de régression, et au stade XI il n'est plus représenté que par quelques cellules resserrées entre la masse médullaire interne et la masse médullaire externe (fig. 39, *big*).

J'ai pour la première fois découvert dans le ganglion optique des larves de Mouche, de Stratiome, d'Eristale, la formation que nous venons de décrire en la désignant sous le nom de bourrelet intraganglionnaire (2).

Chez les Diptères précités, un peu avant la métamorphose, le bourrelet intraganglionnaire se présentait exactement avec le même aspect et les mêmes rapports anatomiques que ceux qu'on remarque chez un embryon de Mante arrivé au stade X ; il avait par conséquent perdu toute connexion avec les téguments. Aussi n'ai-je pu lors de ces premières recherches acquérir aucune donnée sur son origine, sans d'ailleurs avoir réussi davantage à suivre son évolution.

Aujourd'hui, grâce aux présentes recherches, nous connaissons, du moins pour la Mante, toute l'histoire de l'évolution du bourrelet intra-ganglionnaire. Mais quelle est la signification morphologique de cet organe transitoire ? Le champ est ouvert aux hypothèses et surtout aux recherches comparatives qui seules peuvent décider.

Le bourrelet intra-ganglionnaire ne serait-il pas le rudiment d'une trachée ou d'une glande céphalique (3) ?

(1) Voyez aussi les figures 27, 28, 35, 36, *big* et le diagramme (fig. 1), *big*.

(2) H. Viallanes, *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés*, 3e mémoire. *Le ganglion optique de quelques larves de Diptères* (*Ann. sc. nat. zool.*, 6e série, t. XIV).

(3) M. Patten dans ses recherches sur le développement de l'*Acilius* (*Studies on the Eyes of the Arthropods. Journal of Morphology*, vol. II, no 1, july, 1888) ; et M. Heider dans son travail sur le développement de l'hydrophile (*Embryonal-*

RÉSUMÉ.

Le système nerveux central (cerveau et chaîne ganglionnaire) se développe tout entier aux dépens d'une paire d'épaississements ectodermiques ou *bourrelets primitifs* qui s'étendent des lobes procéphaliques à l'extrémité caudale de l'embryon. Par suite du développement, les bourrelets primitifs se différenciant et se soudant sur la ligne médiane formeront en avant de la bouche le cerveau, en arrière de la bouche la chaîne ventrale.

A leur extrémité céphalique, les bourrelets primitifs sont élargis, incurvés en dehors, et segmentés en cinq lobes qui sont :

Le *premier*, le *deuxième* et le *troisième lobe protocérébral* (destinés tous trois à constituer le protocérébron); le *lobe deutocérébral* (destiné à former le deutocérébron); le *lobe tritocérébral* (destiné à former le tritocérébron). Plus en arrière les bourrelets s'étranglent de distance en distance au niveau de l'intervalle des zoonites.

Développement du premier lobe protocérébral. — Dans la région où doit apparaître ce lobe, l'ectoderme après s'être épaissi se sépare par délamination en deux couches qui s'écartent aussitôt l'une de l'autre. La couche superficielle appelée plaque optique va former l'œil composé; la couche profonde constituera le premier lobe protocérébral.

Les cellules disposées sur une seule assise qui à l'origine constituent tout le lobe protocérébral, méritent le nom de cellules *gangliogènes ;* elles donnent *indirectement* naissance

entwikelung von Hydrophilus piceus, Iéna, 1889) ont décrit et figuré (Patten, *loc. cit*, p. 131 et suiv., pl. IX, fig. 20 et 25 *gv'*. Heider, *loc. cit.*, p. 42, fig. 5) une invagination ectodermique exactement semblable comme situation et comme aspect à celle que je viens de faire connaître chez la Mante. Ils prétendent que cette invagination concourt à former une partie des cellules nerveuses du ganglion optique. Ni chez la Mante, ni chez les larves de Diptères, je n'ai rien vu qui puisse me donner lieu de penser que le bourrelet intra-ganglionnaire puisse concourir en quelque manière à la constitution des éléments du système nerveux.

aux cellules *ganglionnaires*. Celles-ci se multiplient activement; quant aux cellules gangliogènes, elles ont bientôt terminé leur rôle; car aussitôt les premières cellules ganglionnaires formées, elles entrent en dégénérescence et sont détruites.

Les cellules ganglionnaires se multiplient, produisent entre elles de la substance fibrillaire, et alors le lobe protocérébral se trouve formé par un nodule fibrillaire central revêtu d'une écorce ganglionnaire.

Le nodule fibrillaire central se différenciant et ordonnant ses fibrilles se divise en trois régions distinctes qui sont : la *couche interne* ou *fibrillaire de la lame ganglionnaire*, le *chiasma externe*, la *masse médullaire externe*.

L'écorce ganglionnaire du lobe protocérébral se différencie pour former la couche interne ou cellulaire de la lame ganglionnaire et les différents groupes de cellules ganglionnaires qui envoient leurs prolongements à la masse médullaire externe.

A une période relativement tardive, des fibres nerveuses (*fibres postrétiniennes*) se constituant entre la lame ganglionnaire et la plaque optique établissent une communication entre ces deux parties.

Au cours du développement, la lame ganglionnaire émigre hors du lobe protocérébral où elle a pris naissance et où elle était encastrée pour venir s'étaler en arrière de l'œil comme un écran. Pour suivre ce déplacement de la lame ganglionnaire les fibres du chiasma externe s'allongent beaucoup, alors qu'au contraire les fibres postrétiniennes se raccourcissent.

Développement du deuxième lobe protocérébral. — Tandis que le premier lobe protocérébral se sépare de l'exoderme alors qu'il est encore formé seulement par une seule assise cellulaire, le deuxième lobe au contraire reste uni avec l'ectoderme presque jusqu'à la fin du développement; à part cette légère différence, les phénomènes histogéniques sont les mêmes dans le premier et dans le deuxième lobe protocéré-

bral. Toutes les autres régions des bourrelets primitifs se comportent exactement comme le deuxième lobe.

Le deuxième lobe protocérébral constituera la *masse médullaire interne.*

Le *chiasma interne* qui réunit cette dernière à la masse médullaire externe se forme dans l'étranglement qui sépare le premier d'avec le deuxième lobe protocérébral.

Le *tractus* ou *nerf optique* qui réunit la masse médullaire interne au cerveau proprement dit se forme dans l'étranglement qui sépare le deuxième d'avec le troisième lobe protocérébral.

Développement du troisième lobe protocérébral. — Le troisième lobe protocérébral au cours du développement s'unit avec son congénère en avant de l'œsophage et se soude à lui. Les deux lobes protocérébraux ainsi unis sur la ligne médiane vont former, en se différenciant, toutes les parties du protocérébron comprises entre les tractus optiques et qui sont : les *lobes cérébraux*, les *corps pédonculés*, le *protocérébron moyen*, le *pont des lobes cérébraux.*

Développement des lobes deutocérébraux et tritocérébraux. — Les phénomènes histogéniques que nous avons vus se produire dans les lobes protocérébraux se propagent de proche en proche d'avant en arrière, ils se manifestent d'abord dans le lobe deutocérébral. Les deux lobes deutocérébraux s'unissent sur la ligne médiane par une commissure *sus-œsophagienne.*

Les lobes tritocérébraux se différencient à leur tour, ils se réunissent sur la ligne médiane par une commissure *sous-œsophagienne.*

Développement de la chaîne ventrale. — La chaîne ventrale se développe aux dépens de la partie post-orale des bourrelets primitifs. Dans chaque zoonite les bourrelets primitifs présentent un renflement. Ces renflements devenant le siège de phénomènes histogéniques identiques à ceux que nous avons décrits dans les lobes cérébraux se transforment en un centre ganglionnaire qui s'unit sur la ligne médiane avec son

congénère par une commissure originairement double.

La chaîne ventrale compte chez l'embryon 15 ganglions distincts : 3 céphaliques post-oraux (1), 3 thoraciques, 9 abdominaux.

Ce qui caractérise la chaîne nerveuse embryonnaire, c'est d'avoir chacun des ganglions qui la composent logé dans le zoonite correspondant ; les commissures transversales doubles et dilatées ; les connectifs longitudinaux écartés, courts et revêtus de cellules ganglionnaires.

Développement des nerfs. — Les nerfs sortent des centres nerveux sous forme de bourgeons arrondis à leur extrémité, ils croissent du centre à la périphérie et s'avancent ainsi vers les parties du corps où ils doivent se terminer.

Système nerveux viscéral impair. — Le système nerveux viscéral impair se compose de trois ganglions médians réunis l'un à l'autre par un nerf impair (*nerf récurrent*). Ces ganglions se développent tous trois aux dépens de la paroi dorsale du stomodeum qui pour les former s'invagine sur la ligne médiane.

Le premier ganglion viscéral connu sous le nom de *ganglion frontal* s'unit aux lobes tritocérébraux par une paire de racines originairement très courtes. Aussi chez l'embryon l'ensemble constitué par le ganglion frontal et ses deux racines représente-t-il exactement la formation décrite chez les myriapodes sous le nom de pont stomatogastrique.

Bourrelet ectodermique intraganglionnaire. — Nous décrivons sous ce nom une formation transitoire qui affecte les rapports les plus intimes avec le système nerveux bien qu'elle ne prenne aucune part à la constitution de celui-ci.

Au cours du développement en un point du lobe procéphalique voisin de la plaque optique, l'ectoderme s'invagine en doigt de gant. Cette invagination, qui est le *bourrelet intraganglionnaire*, s'insinue entre la masse médullaire interne et la masse médullaire externe. Puis cette invagination

(1) Le ganglion mandibulaire, celui de la 1re mâchoire ; celui de la 2me mâchoire ou lèvre inférieure.

s'étranglant à son point d'origine se sépare de l'exoderme ; plus tard elle entre en dégénérescence et disparaît.

Cette formation représente peut-être une trachée ou une glande céphalique transitoire.

NOTE ADDITIONNELLE.

Le résumé du présent travail a été lu à l'Association française pour l'avancement des sciences et imprimé dans les comptes rendus de cette association (*Congrès de Limoges, 9 août 1890*) ; il a également été publié par la *Revue biologique du nord de la France*, t. II, septembre 1890.

Le développement des parties si complexes qui composent le cerveau des Insectes n'avait jamais été poursuivi. Cette lacune a été comblée par moi, de plus l'étude de la Mante m'a révélé un fait histologique inattendu. Contrairement aux idées reçues, les cellules nerveuses ne dérivent pas directement des cellules ectodermiques ; c'est autrement que les choses se passent : de l'ectoderme se différencient de grosses cellules à caractère très spécial que j'ai appelées *gangliogènes ;* elles donnent naissance aux cellules nerveuses définitives, puis meurent et sont résorbées.

Mes recherches, reprises tout récemment par M. Wheeler (1), ont été confirmées de la manière la plus complète. Je dois ajouter d'ailleurs que M. Wheeler a pleinement reconnu mes droits de priorité.

(1) *Neuroblasts of Arthropods embryo* (Journal of Morphology, Vol. IV, num. 3).

EXPLICATION DES PLANCHES.

Fig. 1. — Diagramme du système nerveux central d'un embryon de Mante au stade X. La substance blanche ou fibrillaire est teintée en gris foncé, la substance grise (formée de cellules ganglionnaires) en gris clair. Le premier lobe protocérébral *lp*1 est distingué par des hachures simples; *me*, masse médullaire externe; *lg*, lame ganglionnaire; *fpr*, fibres post-rétiniennes; *bpl*, bourrelet péri-laminaire; *lp*2, deuxième lobe proto-cérébral; *mi*, masse médullaire interne; *lp*3, troisième lobe proto-cérébral; *ldc*, lobe deuto-cérébral; *ltc*, lobe trito-cérébral; *ctc*, commissure trito-cérébrale; *gf*, ganglion frontal; *gv*2, deuxième ganglion viscéral impair; *ni*, nerf viscéral impair sectionné; *md*, ganglion mandibulaire; *mx*1, ganglion de la mâchoire; *mx*2, ganglion de la lèvre inférieure ou deuxième mâchoire; *th*1, *th*2, *th*3, premier, deuxième, troisième ganglions thoraciques; *ab*1, *ab*2, *ab*3, *ab*4, *ab*5, *ab*6, *ab*7, *ab*8, *ab*9, premier, deuxième, troisième, quatrième, cinquième, sixième, septième, huitième, neuvième ganglion abdominal; *a*, anus; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire.

Fig. 2. — Diagramme du système nerveux d'un embryon au stade VII. Les contours de l'embryon sont indiqués par un simple trait; *lp*, lobe procéphalique; *an*, antenne; *œ*, œsophage; *l*, labre; *md*, mandibulaire; *mx*1, première mâchoire; *mx*2, deuxième mâchoire; *p*1, première patte thoracique. L'ébauche du système nerveux est teintée; ses parties cellulaires en gris clair, ses parties fibrillaires ou de substance blanche en gris foncé; *lp*1, premier lobe protocérébral marqué par des hachures simples (c'est la seule partie du système nerveux actuellement détachée d'avec l'exoderme); *big*, point où s'invagine l'exoderme pour former le bourrelet intra-ganglionnaire; *lp*2, deuxième lobe proto-cérébral; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *ct*, commissure transverse des lobes protocérébraux; *ldc*, lobe deutocérébral; *ltc*, lobe tritocérébral; *bpr*, bourrelet primitif.

Fig. 3. — Diagramme du système nerveux d'un embryon au stade VI. Les contours de l'embryon sont indiqués par un simple trait; *lp*, lobe procéphalique; *œ*, œsophage; *an*, antenne; *md*, mandibulaire; *mx*1, première mâchoire; *mx*2, deuxième mâchoire; *p*1, première patte thoracique. Les bourrelets primitifs sont teintés en gris; le premier lobe protocérébral *lp*1, qui est la seule partie du système nerveux actuellement détachée d'avec l'exoderme, est marquée de hachures; *lp*2, deuxième lobe protocérébral; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *bpr*, bourrelet primitif.

Fig. 4. — Embryon au stade V débarrassé des membranes embryonnaires, du vitellus nutritif et examiné par transparence. *lp*, lobe procéphalique; *l*, labre; *b*, bouche; *an*, antenne; *md*, mandibulaire; *mx*1, première mâchoire; *mx*2, deuxième mâchoire; *p*1, *p*2, *p*3, premier, deuxième et troisième patte thoracique; *ab*1, *ab*2, *ab*3, premier, deuxième, troisième zoonite abdominal; *vv*, plan par lequel passe la coupe n° 10; *xx*, plan par lequel passe la coupe n° 11; *yy*, plan par lequel passe la coupe n° 12; *zz*, plan par lequel passe la coupe n° 13.

Fig. 5. — Embryon au stade III, préparé comme le précédent; *lp*, lobes procéphaliques; *a*, bourrelet saillant passant en avant de la bouche et réunissant les mamelons antennaires; *b*, bouche; *an*, antenne; *md*, zoonite mandibulaire; *mx*1, zoonite maxillaire I; *mx*2, zoonite maxillaire II; *p*1, *p*2, *p*3, premier, deuxième, troisième zoonite thoracique; *xx*, plan par lequel passe la coupe n° 8; *yy*, plan par lequel passe la coupe n° 9.

Fig. 6. — Embryon au stade II, préparé et observé par transparence comme les précédents. *lp*, lobe procéphalique; *an*, antenne; *md*, zoonite mandibulaire; *mx*1, zoonite maxillaire I; *mx*2, zoonite maxillaire II; *p*1, *p*2, *p*3, premier, deuxième et troisième zoonite thoracique.

Fig. 7. — Embryon au stade I, préparé comme les précédents; *lp*, lobe procéphalique; *o*, partie antérieure de la gouttière primitive encore ouverte; *m*, plaque mésodermique.

Fig. 8. — Coupe transversale (1) d'un embryon au stade III passant par le plan *xx* (voy. fig. 5); *am*, amnios; *ec*, ectoderme; celui-ci n'a encore dans la région médiane aucune transformation, dans la région latérale il s'est épaissi pour commencer à former l'ébauche du système nerveux; *po*, couche de cellules ectodermiques qui deviendra la plaque optique; *lp*1, couche de cellules ectodermiques qui deviendra le premier lobe protocérébral; *lp*2, région de l'ectoderme qui formera le deuxième lobe protocérébral; *m*, mésoderme.

Fig. 9. — Coupe transversale d'un embryon au stade III passant par le plan *yy* (voy. fig. 5); *am*, amnios; *ec*, ectoderme s'épaississant de chaque côté de la ligne médiane en *bp* pour former les bourrelets primitifs; *m*, mésoderme.

Fig. 10. — Coupe transversale d'un embryon au stade V, passant par le plan *vv* (voir fig. 4); *am*, amnios; *po*, plaque optique; *lp*1, premier lobe protocérébral; *lp*2, deuxième lobe protocérébral; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *ec*, ectoderme; *m*, cellule mésodermique.

Fig. 11. — Stade V; coupe transversale passant par le plan *xx* (voir fig. 4); *am*, amnios; *po*, plaque optique; *lp*1, *lp*2, *lp*3, premier, deuxième et troisième lobe protocérébral; *ec*, ectoderme; *b*, invagination buccale de l'ectoderme ou stomodéon; *m*, mésoderme.

Fig. 12. — Stade V, coupe transversale passant par le plan *yy* (voir fig. 4); *am*, amnios; *po*, plaque optique; *lp*1, premier lobe proto-cérébral; *lp*2, deuxième lobe proto-cérébral; *ec*, ectoderme; *b*, paroi postérieure du stomodéon; *m*, mésoderme.

Fig. 13. — Stade V, coupe transversale passant par le plan *zz* (voir fig. 4) et coupant les mandibules; *ec*, ectoderme; *bp*, bourrelet primitif commençant à se différencier; *m*, mésoderme.

Fig. 13 *bis*. — Stade VI, coupe transversale de la partie antérieure des lobes procéphaliques; *am*, amnios; *po*, plaque optique; *m*, cellule mésodermique; *lp*1, premier lobe protocérébral; *ec*, ectoderme.

Fig. 14. — Stade VI, coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *am*, amnios; *po*, plaque optique; *lp*1, premier lobe protocérébral; *lp*2, deuxième lobe protocérébral; *d*, cellules dermatogènes; *cg*, cellules gangliogènes; *ec*, ectoderme; *m*, cellule mésodermique.

Fig. 15. — Stade VI, coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *am*, amnios; *po'*, partie non optogénique de la plaque optique; *po*, partie

(1) Excepté pour les figures 31 et 32 toutes les coupes transversales sont orientées de même, la face neurale en haut.

optogénique de la plaque optique; *lp*1, premier lobe protocérébral; *lp*2, deuxième lobe protocérébral; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *d*, cellules dermatogènes; *cg*, cellules gangliogènes; *cg'*, cellules ganglionnaires; *l*, labre; *œ*, œsophage; *m*, mésoderme.

Fig. 16. — Stade VI; coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *am*, amnios; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *lp*1, *lp*2, *lp*3, premier, deuxième, troisième lobe protocérébral; *d*, cellules dermatogènes; *cg*, cellules gangliogènes; *ec*, ectoderme; *m*, mésoderme; *l*, labre; *œ*, œsophage.

Fig. 17. — Stade VI; coupe transversale pratiquée en arrière de la bouche; *am*, amnios; *po'*, partie non optogénique de la plaque optique; *lp*1, premier lobe protocérébral; *ldc*, lobe deutocérébral; *l*, labre; *an*, antenne; *ec*, ectoderme; *m*, mésoderme.

Fig. 18. — Stade VI; coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente, entre la mandibule et la première mâchoire; *am*, amnios; *ec*, ectoderme; *bp*, bourrelet primitif.

Fig. 19. — Stade VII; coupe transversale de la région antérieure des lobes procéphaliques; *am*, amnios; *po'*, portion non optogénique de la lame optique; *po*, portion optogénique de la lame optique; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire; *ec*, ectoderme; *lp*1, premier lobe protocérébral; *lp*2, deuxième lobe protocérébral; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *sf*, substance fibrillaire; *d*, cellules dermatogènes; *cg*, cellules gangliogènes; *cg'*, cellules ganglionnaires.

Fig. 20. — Stade VII; coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *am*, amnios; *po'*, région non optogénique de la plaque optique; *po*, région optogénique de la plaque optique; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire; *ec*, ectoderme; *lp*1, premier lobe protocérébral; *lp*2, deuxième lobe protocérébral; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *d*, cellules dermatogènes; *cg*, cellules gangliogènes; *cg'*, cellules ganglionnaires; *sf*, substance fibrillaire; *m*, mésoderme.

Fig. 21. — Stade VII; coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *am*, amnios; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire; *ec*, ectoderme; *œ*, œsophage; *lp*1, *lp*2, *lp*3, premier, deuxième, troisième lobe protocérébral; *d*, cellules dermatogènes; *cg*, cellules gangliogènes; *cg'*, cellules ganglionnaires; *sf*, substance fibrillaire; *ct*, commissure transverse des lobes proto-cérébraux; *m*, mésoderme.

Fig. 22. — Portion d'une coupe transversale pratiquée à travers un embryon au stade X; *st*, stomodéon; *gv*3, troisième ganglion viscéral impair.

Fig. 23. — Stade VII; coupe transversale pratiquée en arrière de la section n° 21; *am*, amnios; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *ec*, ectoderme; *œ*, œsophage; *m*, mésoderme; *lp*1, *lp*2, *lp*3, premier, deuxième, troisième lobe proto-cérébral; *d*, cellules dermatogènes; *cg*, cellules gangliogènes; *cg'*, cellules ganglionnaires; *sf*, substance fibrillaire.

Fig. 24. — Stade VIII; coupe transversale passant par le premier et le deuxième lobe proto-cérébral; *am*, amnios; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire; *ec*, ectoderme; *lg'*, couche cellulaire de la lame ganglionnaire; *bpl*, bourrelet péri-laminaire; *cg*, cellules ganglionnaires; *nf*, noyau fibrillaire du premier lobe protocérébral; *chi*, chiasma

interne; *mi*, masse médullaire interne; *d*, cellules dermatogènes; *lp*2, deuxième lobe protocérébral; *m*, mésoderme.

Fig. 25. — Stade IX; coupe transversale intéressant le premier, le deuxième et le troisième lobe protocérébral; *am*, amnios; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *lg'*, couche cellulaire de la lame ganglionnaire; *lg*, couche interne de la lame ganglionnaire; *bpl*, bourrelet péri-laminaire; *che*, chiasma externe; *me*, masse médullaire externe; *chi*, chiasma interne; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire; *lp*2, deuxième lobe protocérébral; *to*, tractus optique; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *d*, cellules dermatogènes; *cg*, cellules gangliogènes; *cg'*, cellules ganglionnaires; *ec*, ectoderme; *m*, mésoderme.

Fig. 26. — Stade X; coupe transversale de la partie antérieure de la tête d'un embryon; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *lg'*, couche externe cellulaire de la lame ganglionnaire; *lg*, couche interne de lame ganglionnaire; *me*, masse médullaire externe; *bpl*, bourrelet péri-laminaire; *lp*3, troisième lobe protocérébral.

Fig. 27. — Stade X; coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *fpr*, fibres post-rétiniennes; *lg'*, couche externe de la lame ganglionnaire; *lg*, couche interne de la lame ganglionnaire; *bpl*, bourrelet péri-laminaire; *che*, chiasma externe; *me*, masse médullaire externe; *mi*, masse médullaire interne; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire; *to*, tractus optique; *cg'*, cellules ganglionnaires; *d*, cellules dermatogènes devenues cellules hypodermiques; *lp*3, troisième lobe protocérébral.

Fig. 28. — Stade X; coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *fpr*, fibres post-rétiniennes; *lg'*, couche externe de la lame ganglionnaire; *lg*, couche interne de la lame ganglionnaire; *bpl*, bourrelet péri-laminaire; *che*, chiasma externe; *me*, masse médullaire externe; *chi*, chiasma interne; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire; *mi*, masse médullaire interne; *to*, tractus optique; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *ct*, commissure transverse du troisième lobe protocérébral et de son congénère.

Fig. 29. — Stade X; coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *fpr*, fibres post-rétiniennes; *lg'*, couche externe de la lame ganglionnaire; *lg*, couche interne de la lame ganglionnaire; *che*, chiasma externe; *me*, masse médullaire externe; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *ldc*, lobe deutocérébral; *œ*, œsophage.

Fig. 30. — Stade X; coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *gf*, ganglion frontal; *an*, nerf antennaire; *ldc*, lobe deutocérébral; *œ*, œsophage.

Fig. 31 (1). — Stade X; coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *ltc*, lobe tritocérébral; *ctc*, commissure tritocérébrale; *gf*, ganglion frontal; *n*, nerf; *n*, nerf du labre; *œ*, œsophage.

Fig. 32 (2). — Coupe transversale pratiquée en arrière de la précédente; *ltc*, lobe tritocérébral; *ctc*, commissure tritocérébrale; *cœ*, connectif œsopha-

(1) Par suite d'une erreur du graveur cette coupe a été orientée la face neurale en bas.

(2) Même observation que pour la figure précédente.

gien; *rv*, racine du ganglion frontal; *gf*, ganglion frontal à peine effleuré par le rasoir.

Fig. 33. — Stade X; coupe sagittale passant par le plan médian; *l*, labre; *b*, bouche; *st*, stomodeum; *c*, commissure transverse des lobes protocérébraux et deutocérébraux; *gf*, ganglion frontal; *gv*2, deuxième ganglion viscéral; *gv*3, troisième ganglion viscéral; *nr*, nerf récurrent; *ctc*, commissure tritocérébrale transversalement coupée; *gso*, ganglion sous-œsophagien formé par la réunion des ganglions mandibulaire et maxillaires; *th*1, premier ganglion thoracique.

Fig. 34. — Stade X; coupe sagittale pratiquée en dehors de la précédente et passant par le connectif œsophagien; *l*, labre; *mx*, lèvre inférieure; *lpc*, lobe protocérébral; *ldc*, lobe deutocérébral; *ltc*, lobe tritocérébral; *cœ*, connectif œsophagien; *md*, ganglion mandibulaire; *mx*1, ganglion de la mâchoire; *mx*2, ganglion de la lèvre inférieure; *th*1, premier ganglion thoracique.

Fig. 35. — Stade X; coupe latérale de la tête d'un embryon; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *lg'*, couche externe de la lame ganglionnaire; *lg*, couche interne de la lame ganglionnaire; *che*, chiasma externe; *me*, masse médullaire externe; *bpl*, bourrelet péri-laminaire; *chi*, chiasma interne; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire; *mi*, masse médullaire interne; *to*, tractus optique; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *ldc*, lobe deutocérébral; *ltc*, lobe tricérébral; *md*, ganglion mandibulaire; *œ*, œsophage.

Fig. 36. — Stade X; coupe latérale pratiquée en arrière de la précédente; *po*, portion optogénique de la plaque optique; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *bpl*, bourrelet péri-laminaire; *big*, bourrelet intra-ganglionnaire; *lp*1, premier lobe protocérébral; *mi*, masse médullaire interne; *to*, tractus optique; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *ct*, commissure transverse des lobes proto et deutocérébraux; *ldc*, lobe deutocérébral; *ltc*, lobe tricocérébral; *œ*, œsophage.

Fig. 37. — Stade VII; coupe sagittale passant par l'antenne; *am*, amnios; *po'*, portion non optogénique de la rétine; *po*, portion optogénique de la rétine; *d*, cellules dermatogènes; *an*, antenne; *md*, mandibule; *lp*1, premier lobe protocérébral; *lp*2, deuxième lobe protocérébral; *lp*3, troisième lobe protocérébral; *cg*, cellules gangliogènes; *cg'*, cellules ganglionnaires; *sf*, substance fibrillaire; *m*, mésoderme.

Fig. 38. — Coupe sagittale passant au voisinage du plan médian, un peu avant le stade VII, alors que les lobes protocérébraux ne se sont pas encore soudés sur la ligne médiane; *ec*, ectoderme; *l*, labre; *st*, stomodéum; *m*, mésoderme; la coupe étant un peu oblique rencontre au-dessous de la bouche un des bourrelets primitifs *bpr; d*, cellules dermatogènes; *cg*, cellules gangliogènes; *cg'*, cellules ganglionnaires.

Fig. 39. — Coupe transversale de la tête d'un embryon au stade XI; *po'*, portion non optogénique de la plaque optique; *fpr*, fibres post-rétiniennes; *lg'*, couche externe de la lame ganglionnaire; *lg*, couche interne de la lame ganglionnaire; *bpl*, résidu du bourrelet péri-laminaire dégénéré; *che*, chiasma externe; *me*, masse médullaire externe; *me'*, *me''*, *me'''*, groupes de cellules ganglionnaires associées à la masse médullaire externe; *chi*, chiasma interne; *big*, résidu du bourrelet intra-ganglionnaire dégénéré; *mi*, masse médullaire interne; *to*, tractus optique; *lpc*, lobe protocérébral; *cp*, tige du corps pédonculé; *cc*, corps central.

L'ÉVOLUTION DES GORDIENS

Par A. VILLOT.

Les Gordiens représentent certainement, parmi les Helminthes, un type aberrant des plus curieux et des plus difficiles à expliquer. Leur évolution était encore lorsque j'ai commencé à m'en occuper, il y a vingt ans, une véritable énigme; et ce n'est pas sans peine que je suis enfin parvenu, tout récemment, à en démêler les diverses phases.

Les résultats de mes recherches, publiés dans une série de Notes et de Mémoires, de 1872 à 1890, sont la fidèle expression des difficultés que j'ai successivement rencontrées et des progrès que j'ai réalisés chaque année dans cette longue et laborieuse étude. — Il fallait y faire la part de l'erreur et de la vérité; et, après avoir soumis mes observations au contrôle de l'expérience, il restait à résumer les faits définitivement acquis.

De nombreux travaux sur le même sujet, qui ont paru à l'étranger, dans ces derniers temps, méritaient aussi d'être soigneusement examinés. Ces publications, qui émanent de savants distingués, ne sont en grande partie que la confirmation pure et simple des résultats auxquels j'étais moi-même arrivé depuis longtemps; mais, sur un certain nombre de points, leurs auteurs déclarent formellement ne pouvoir partager ma manière de voir. Les causes de ce désaccord sont multiples, et j'ai déjà eu l'occasion, à plusieurs reprises, d'appeler sur elles l'attention des juges compétents; mais j'ai cru devoir revenir, encore une fois, sur ces questions

litigieuses. Je les discute de nouveau, en toute liberté, mais aussi avec l'impartialité et les égards que l'on se doit entre collègues. Je pense qu'une critique sérieuse et de bonne foi, qui vise les choses et non les personnes, ne peut que profiter à la science.

Toutes mes recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens ont été faites à Grenoble, dans mon laboratoire particulier; mais je m'empresse d'ajouter que j'ai reçu de Paris les encouragements les plus flatteurs. MM. les professeurs E. Blanchard et A. Milne-Edwards m'ont donné bien des preuves de leur estime et de l'intérêt qu'ils prennent à mes travaux. Je prie ces savants éminents, ces maîtres dévoués, dont le bienveillant appui ne m'a jamais fait défaut, d'agréer l'expression de ma vive reconnaissance.

L'évolution des Gordiens, considérée dans son ensemble, comprend trois grands stades de développement : l'état embryonnaire, l'état larvaire proprement dit et l'état adulte. A l'état embryonnaire et à l'état adulte correspondent deux formes entièrement différentes. L'état larvaire proprement dit représente un état intermédiaire, qui établit le passage de la forme embryonnaire à la forme adulte.

§ 1. — **État embryonnaire.**

Synonymie. — Première forme larvaire et deuxième forme larvaire, Villot, 1874. — Embryonalform, Linstow, 1878. — Embryo, Leuckart, 1879. — Première forme larvaire, Villot, 1881. — Stadio di larva, Camerano, 1887. — Erste oder embryonale Larvenform, Linstow, 1889.

Grube (1) est le premier observateur qui ait étudié le développement embryonnaire des Gordiens. Il a décrit en 1849, mais d'une manière superficielle et sur certains points inexacte, l'embryogénie du *Gordius aquaticus*. Les figures qui accompagnent son travail sont très grossièrement exécutées. Elles représentent le nidamentum, la segmentation du vitellus, l'embryon dans l'œuf et l'embryon hors de l'œuf. Le

(1) *Ueber einige Anguillulen und die Entwicklung von Gordius aquaticus* (*Archiv für Naturgeschichte*, t. XXIX, p. 374; taf. VII, fig. 1-10).

tube digestif, dans sa partie postérieure, et les contours généraux de l'embryon y sont assez bien indiqués; mais les détails de l'armature sont à peine reconnaissables. L'auteur, après avoir décrit les faits qu'il lui avait été possible d'observer, arrive à cette conclusion : « So lückenhaft diese Mittheilungen sind, so geht doch aus ihnen hinlänglich die grosse Uebereistimmung in der Entwicklung der Gordien und Ascariden und die grosse Verschiedenheit in der Gestalt zwischen den jungen und den erwachsenen Gordien hervor. »

Les observations de Grube sur l'embryogénie des Gordiens furent confirmées en 1850 et 1851 par Leidy (1). Le naturaliste américain décrivit le nidamentum, le développement de l'œuf et de l'embryon du *Gordius varius*. Sa description est assez détaillée, mais n'est pas accompagnée de figures. Il fait remarquer aussi combien la forme embryonnaire de cette espèce est différente de son état adulte. « The perfect Embryo of Gordius varius differs so much from the parent that it is no possible to recognise the latter in the former. »

Meissner, dans ses *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen* (2), a décrit et figuré le développement embryonnaire du *Gordius tolosanus* (*G. subbifurcus*, Siebold). Meissner paraît avoir ignoré l'existence des Notes de Leidy et n'est pas d'accord avec Grube sur plusieurs points relatifs à la structure de l'embryon.

Le fait est que les observations de Meissner, aussi bien que celles de Grube et de Leidy, laissaient fort à désirer. Ces trois auteurs n'ont donné qu'une description très superficielle de la segmentation de l'œuf et des formes de l'embryon. Grube a assez bien représenté le tube digestif; mais Meissner l'a entièrement méconnu. Les curieux détails de l'armature céphalique de l'embryon leur ont, à tous trois, complète-

(1) *Notes on the Development of the Gordius aquaticus* (*Proceed. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia*, t. V, p. 98-100). — Leidy a aussi publié des observations relatives à l'embryogénie des Gordiens dans un Mémoire ayant pour titre : « The Gordius or Hairworm » (*Americ. Entomol. and Botanist*, vol. II, p. 192, 1870).

(2) *Zeitsch. für wissensch. Zool.*, Bd. VII, p. 121; taf. VI, fig. 28-29.

ment échappé ; ils ne décrivent que deux rangs de piquants, au lieu de trois, qui existent en réalité. Les figures qui accompagnent leurs descriptions sont d'ailleurs très médiocres.

Tout cela était à revoir et à reprendre en détail ; et c'est ce que j'ai fait en 1872.

Dans ma *Monographie des Dragonneaux* (1), publiée en 1874, j'ai décrit et figuré la structure de l'œuf qui vient d'être pondu et toutes les phases de la segmentation du vitellus. J'ai fait connaître le mode de formation des deux feuillets blastodermiques, qui n'avaient pas encore été décrits, ainsi que les diverses phases de l'évolution de l'embryon. J'ai, de plus, donné les caractères distinctifs de l'embryon de trois espèces de Gordiens : *G. aquaticus, G. tolosanus* et *G. gratianopolensis*.

Camerano (2) est le seul auteur qui, depuis la publication de ma *Monographie des Dragonneaux*, se soit occupé du développement embryonnaire des Gordiens. Son travail, qui paraît avoir été rédigé trop rapidement, ajoute peu de chose à nos connaissances et contient quelques inexactitudes, que je crois utile de relever, afin qu'elles n'induisent pas en erreur les observateurs qui viendront après lui.

Camerano ne fait aucune allusion aux publications de Grube et de Leidy sur le même sujet ; il prétend que nous sommes, Meissner et moi, les seuls auteurs qui aient observé avant lui les premiers moments de l'évolution des Gordiens. Il m'a paru nécessaire de rappeler ici les droits de priorité de Grube, car les conclusions de Camerano sont absolument identiques à celles que Grube formulait dès 1849. Nous voulons parler de l'analogie qui existe incontestablement entre le développement embryonnaire des Gordiens et celui des Ascarides.

La manière dont Camerano décrit l'ovule mûr, avant la

(1) *Archives de zool. expér. et génér.*, t. III, p. 201-209 ; pl. VII et VII *bis*, fig. 31-56.

(2) *I primi momenti della Evoluzione dei Gordii* (*Estr. dalle Memorie della Reale Accad. delle Scienze di Torino*, serie II, t. XL, tav. I-II, 1889).

ponte, et l'œuf déjà pondu, est parfaitement conforme à la description que j'ai moi-même donnée en 1874, dans ma *Monographie des Dragonneaux*. J'ai signalé dans l'œuf des Gordiens l'existence d'une membrane vitelline; et Camerano n'a fait, sur ce point, que confirmer mon observation. Il désigne les deux couches du chorion sous le nom de « membranes périvitellines » (Strati perivitellini). Cette modification de la nomenclature ne me paraît pas heureuse, car les deux membranes en question n'entourent point directement le vitellus.

Après avoir reproduit le passage de ma *Monographie des Dragonneaux* où je parle des globules polaires, Camerano dit : « Le cose dette dal Villot ora riferite si allontanano talmente da ciò che si observa nello sviluppo delle uova dei Gordii rispetto alla formazione e al numero dei globuli polari che viene spontaneo il domandarsi che cosa può il Villot aver considerato come globuli polari. » J'ai considéré comme globule polaire ce que tout le monde désigne sous ce nom; et les figures qui accompagnent ma description ne laissent aucun doute à cet égard. J'ai étudié les globules polaires de plusieurs espèces de Gordiens, mais toujours après la ponte, c'est-à-dire pendant la segmentation du vitellus et le développement de l'embryon. J'ai pu constater ainsi que « le nombre, la forme et le volume de ces globules sont très variables. » L'un d'eux dépasse toujours de beaucoup les autres par ses dimensions; il mesure en diamètre $0^{mm},004$ chez le *Gordius aquaticus*, $0^{mm},006$ chez le *Gordius violaceus*. Les autres sont de moitié plus petits.

Cette multiplication des globules polaires est évidemment postérieure à leur émission et résulte d'un processus de division des deux globules primitifs; mais je laisse indécise la question de savoir si ce processus de division représente une véritable segmentation ou un simple phénomène de désagrégation. Cette multiplicité des globules polaires n'a d'ailleurs rien d'insolite, et il n'y aurait rien d'étonnant à ce qu'elle fût le résultat d'une vraie segmentation, car on en

connaît bien d'autres exemples (1). Quant au mode de formation des globules polaires, il était complètement inconnu à l'époque où j'écrivais ma *Monographie des Dragonneaux;* et Camerano lui-même veut bien reconnaître qu'il m'était impossible de tenir compte en 1872 des travaux de Bütschli et d'Auerbach, qui n'ont paru qu'en 1873 et 1874. Camerano a comblé cette lacune de mes observations; et c'est certainement une des parties les plus intéressantes de son récent travail (2).

Une autre partie non moins nouvelle est celle où il traite de la formation du noyau vitellin (3). On se demandait encore en 1872 si la vésicule germinative disparaît ou persiste dans l'œuf fécondé; et l'on s'explique très bien que j'aie pu prendre le noyau vitellin pour une réapparition de la vésicule germinative. Je n'ai pas parlé de deux *pronuclei*, cela va sans dire; et Camerano, en les cherchant dans mes dessins, s'est donné une peine bien inutile. La figure 33 de ma *Monographie* représente le noyau vitellin en voie de division.

Relativement à la segmentation du vitellus, Camerano (p. 16) fait la remarque suivante : « Nelle uova da me osservate, ho trovato la segmentazione totale, ma lungi assai della regolarità che il Villot ammette e disegna nelle sue figure. Le due prime sfere di segmentazione sono spesso assai diseguali, e negli stadi ulteriori della segmentazione questa si fa disegualmente rispetto al tempo per le varie sfere. » C'est un fait très positif et que j'ai observé bien avant Camerano. Voici ce que je disais en 1881, dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (p. 6) : « Les deux premiers globes de segmentation sont d'abord très inégaux; et l'inégalité affecte à la fois les protoblastes et la matière vitelline. Le gros protoblaste mesure environ $0^{mm},060$ de diamètre, tandis que le petit n'a

(1) Voir Sabatier, *Contribution à l'étude des globules polaires et des éléments éliminés de l'œuf en général* (*Revue des sciences naturelles*, 3e série, t. III, p. 417-418, 1884).

(2) *I primi momenti della Evoluzione dei Gordii*, p. 13-14; tav. I, fig. 13-21.

(3) *Ibid.* p. 15-16; tav. I, fig. 22-24.

que 0^{mm},040, ce qui fait une différence de 0^{mm},020. Mais le plus petit finit toujours par atteindre le volume du plus gros, et leur égalité se trouve parfaitement établie avant qu'ils se divisent pour former les quatre premiers globes. » Cette inégalité initiale des deux premiers globes de segmentation montre que les œufs des Gordiens sont en réalité *amphiblastiques* et non point *archiblastiques ;* ce qui a pour la suite du développement des conséquences importantes.

La manière dont Camerano interprète mes observations sur la formation des feuillets blastodermiques est absolument inexacte (p. 16) : « Secondo il Villot adunque si avrebbe nelle uova dei Gordii una *morula* come risultato della segmentazione; la morula si dividerebbe in due foglietti per delaminazione. » Je n'ai dit nulle part que la formation de l'ectoderme et de l'endoderme soit le résultat d'une délamination. L'origine de ces deux feuillets remonte plus haut, puisqu'elle est ébauchée dès la formation des deux premiers globes de segmentation. Ainsi qu'on l'observe chez tous les œufs à segmentation inégale, les cellules de l'ectoderme proviennent du petit globe de segmentation et les cellules de l'endoderme du gros globe de segmentation. L'*Amphiblastula* des Gordiens est constituée, ainsi que je l'ai dit dans ma *Monographie*, par « deux sphères concentriques : l'une périphérique, l'autre centrale. » Ces deux sphères concentriques ne tardent pas à se différencier : « Les vésicules cystoblastiques qui constituent la couche périphérique perdent bientôt le peu de granulations vitellines qui leur adhéraient encore, et forment dès lors une couche de cellules embryonnaires à contours polyédriques, contenant chacune un protoplasme hyalin et un gros noyau réfringent. Cette couche de cellules embryonnaires tranche, par sa transparence, sur la sphère opaque qu'elle enveloppe. L'opacité de cette dernière tient aux granulations vitellines qui adhèrent encore aux vésicules cystoblastiques qui la composent. » La figure 39 que je donne à l'appui de ma description est très claire, très lisible, et ne pouvait, ce me

semble, donner lieu à aucune méprise. Cette figure est accompagnée de l'explication suivante : « Division du germe en deux sphères concentriques : l'une transparente, composée de cellules embryonnaires à contours polyédriques (ectoderme); l'autre opaque, composée de cystoblastes encore entourés de globules vitellins (endoderme). »

Il suffit de comparer les figures 38, 39, 40 et 41 de ma *Monographie* avec les figures 46, 47 et 48 de Camerano pour se convaincre que nous avons, l'un et l'autre, vu les mêmes choses. Mais Camerano a donné des faits observés une interprétation qui diffère beaucoup de la mienne. Il s'exprime ainsi : « Alla fine della segmentazione, le cellule non costituiscono una sfera, men bensi una lamina. » Cette lame, qui, au dire de Camerano, représenterait à elle seule la *Sterroblastula* des Gordiens, correspond évidemment à notre ectoderme. Quant à l'endoderme, Camerano le fait provenir de l'ectoderme par voie d'invagination. C'est ainsi, dit-il, que la *Sterroblastula* des Gordiens se transforme en *Cœlogastrula*. Les figures 49, 50, 51, 52, 52 et 54, que Camerano donne à l'appui de son interprétation, correspondent à celles que j'ai moi-même données dans ma *Monographie* sous les n[os] 42 et 43. Mais si, au lieu d'arrêter ses observations à la formation du blastoderme, Camerano les avait poursuivies jusqu'au développement complet de l'embryon, il aurait vu qu'il ne s'agit point ici de la formation de l'endoderme, mais bien d'une cavité d'invagination, dans laquelle se développe la tête, le rostre et l'armature céphalique de l'embryon. Il n'existe, dans le développement embryonnaire des Gordiens, aucune phase que l'on puisse assimiler au stade de *Cœlogastrula*.

Les seules modifications que le blastoderme ait à subir pour constituer l'embryon sont les suivantes. Les cellules embryonnaires du feuillet ectodermique sécrètent la cuticule, pendant que l'endoderme se divise en deux parties par différenciation et délamination de ses éléments. La partie la plus profonde de l'endoderme constitue l'intestin. La par-

tie périphérique représente le mésoderme, qui reste à l'état de masse cellulaire jusqu'au moment du passage de l'état embryonnaire à l'état larvaire. Entre l'ectoderme et et le mésoderme se trouve un vide, qui représente la cavité du corps de l'embryon et correspond à la cavité de segmentation du vitellus (Blastocœle).

La forme embryonnaire des Gordiens, que j'ai le premier décrite et figurée d'une manière exacte, dans une *Monographie des Dragonneaux* (1), publiée en 1874, ne ressemble en rien à la forme adulte et ne se laisse même rigoureusement comparer à aucun autre type du règne animal (2). Il faut, pour s'en faire une idée, se représenter par la pensée un ver rond, de taille microscopique et parfaitement transparent, dans lequel on peut distinguer trois parties : une tête, un corps et une queue. La tête est essentiellement constituée par une calotte conique, armée d'une triple couronne de piquants, et se prolonge en avant sous la forme d'une trompe cylindrique, dans les parois de laquelle se trouvent implantés trois forts stylets. Les deux parties de la tète sont également rétractiles et peuvent, au gré de l'animal, se retirer dans l'intérieur du corps ou être projetées au dehors. Les stylets de la trompe sont mus par trois muscles longitudinaux, qui s'insèrent d'une part à la base de chacun des stylets et viennent se fixer de l'autre sur l'étranglement bien marqué qui sépare le corps de la queue. Ces trois muscles spéciaux déterminent les mouvements de protaction et de rétraction de la trompe, qui sont complètement indépendants de ceux qu'exécute le reste de la tête. Le corps et la queue sont séparés par l'étranglement dont je viens de parler, et se distinguent de la tête par des plis transversaux, que l'on pourrait prendre, au premier abord, pour de véritables anneaux. Ces plis n'affectent en réalité que les téguments.

(1) *Archives de zool. expér. et génér.*, t. III, p. 206-209; pl. VII *bis*, fig. 49-56.

(2) Ses analogies avec les Acanthocéphales et les Kinorhynques (*Echinoderes*) sont purement superficielles.

La longueur et la forme de la queue, ainsi que les dimensions des diverses pièces de l'armature céphalique, sont d'ailleurs très variables ; et l'on peut tirer de ces différences d'excellents caractères distinctifs, qui permettent toujours de reconnaître la forme embryonnaire de chaque espèce.

La forme embryonnaire des Gordiens a été observée soit dans l'œuf, c'est-à-dire à l'état d'embryon proprement dit, soit à l'état de ver parasite, enkysté dans les tissus de différentes espèces d'animaux.

Le Dr von Linstow (1) prétend qu'il existe un hôte spécial pour la forme embryonnaire de chaque espèce de Gordiens : « Wir hätten somit zu suchen die Embryonalform von *Gordius subbifurcus* (2) in Ephemera-Larven, die von *G. gratianopolensis* in Chironomus, die von *G. tolosanus* in Cobitis barbatula und die von *G. aquaticus* in Limnæa ovata. »

C'est ce que je ne puis admettre. On connaît aujourd'hui parfaitement la forme embryonnaire de chacune des espèces de Gordiens cités par von Linstow. Je les ai décrites et figurées dans une *Monographie des Dragonneaux* (3), et il n'est plus possible de les confondre. Or l'expérience prouve, aussi bien que l'observation, que les embryons de ces espèces s'enkystent dans le premier animal venu. Les embryons des *G. aquaticus*, *tolosanus* et *gratianopolensis* s'enkystent indifféremment dans les larves d'Insectes, chez les Hirudinées, les Poissons et les Batraciens. L'embryon du *G. aquaticus*, que Leydig (4) a trouvé enkysté dans le mésentère de la Grenouille rousse (*Rana temporaria*), a été observé par moi dans les larves des Culicitipulaires (*Tanypus*, *Corethra*, *Chironomus*), aussi bien que dans le paren-

(1) *Helminthologisches* (*Archiv für Naturg. L. Jahrg.*, I Bd., p. 137-138, 1884).

(2) Linstow reconnaît maintenant que le *G. subbifurcus*, Sieb. n'est qu'un synonyme du *G. tolosanus*, Duj. (*Archiv für mikroskop. Anat.*, XXXIV Bd., p. 248, 1889).

(3) *Archiv. de zool. expér. et génér.*, t. III, pl. VIII, fig. 57-62.

(4) *Zoologische Notizen. Helminthologisches* (*Zeitsch. für wissensch. Zool.*, Bd. IV, p. 385-387 ; taf. XIV, fig. 8-7, 1853).

chyme de la *Nephelis octoculata*, que dans la muqueuse intestinale des Poissons (*Cobitis barbatula*, *Phoxinus lævis*, *Petromyzon Planeri*), que dans le pied des Mollusques gastéropodes pulmonés (*Planorbis*, *Lymnæa*), que dans le tissu adipeux de la larve de l'*Hydrophilus piceus;* et il s'y trouve associé, chez ces divers hôtes, aux embryons du *G. tolosanus* et du *G. gratianopolensis.* Je puis même leur adjoindre aujourd'hui l'embryon du *G. violaceus* (1), que j'ai découvert en 1884. D'autres embryons de *Gordius*, encore indéterminés, s'observent aussi en leur compagnie. Ces faits ne sont pas difficiles à vérifier, et je m'étonne qu'on les conteste sans avoir même essayé de les contrôler.

— Reste la question de savoir ce que deviennent ces embryons enkystés.

Meissner (2), après avoir constaté que les embryons de *Gordius tolosanus* qu'il avait fait enkyster dans des larves d'Éphémères n'y subissaient aucune métamorphose, fut amené à supposer que ces embryons, pour se transformer en larves proprement dites, devaient passer avec leurs hôtes dans le corps de certains Insectes carnassiers.

Telle est aussi l'opinion de von Linstow, qui a, à plusieurs reprises, exprimé sa conviction à cet égard. Cet éminent helminthologiste place les Gordiens parmi les Némathelminthes à double forme larvaire; et le passage de la première forme larvaire à la seconde serait déterminé, d'après lui, par une migration passive. L'embryon du *Gordius aquaticus,* par exemple, s'enkysterait tout d'abord dans un Mollusque (Lymnée ou Planorbe). Puis cet embryon enkysté passerait avec son hôte, à titre d'aliment, dans le tube digestif d'un Insecte carnassier, Coléoptère (*Dytiscus*, *Harpalus*, *Carabus*) ou Orthoptère (*Mantis*), traverserait l'intestin pour venir se loger dans le corps adipeux de son nouvel hôte, et subirait là sa métamorphose. Le *Gordius*

(1) *Bulletin de la Société des sciences naturelles du Sud-Est,* t. III, p. 75.

(2) *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen* (*Zeitsch. für wissensch. Zool.*, Bd. VII, p. 136-137, 1856.

tolosanus, dont Linstow s'est plus particulièrement occupé dans ces derniers temps, aurait un développement analogue. « Für Gordius tolosanus, dit von Linstow (1), muss ich den Entwicklungsmodus annehmen, dass die kleinen, embryonalen Larven eingekapselt in Wasserlarven von Ephemera, Corethra, Chironomus und Tanypus, die grossen aber in der Leibeshöhle von Laufkäfern leben, welche im Frühling ins Wasser fallen, wodurch die Gordien wieder in ihr eigentliches Element gelangen. »

Cette manière d'expliquer l'évolution des Gordius est actuellement la seule que l'on puisse considérer comme classique. Elle a été adoptée par la plupart des helminthologistes, et elle se trouve exposée dans tous les *Traités généraux de zoologie*. Leuckart, dans la deuxième édition de son grand ouvrage sur les *Parasites de l'homme* (2), l'a reproduite, en lui donnant l'appui de son incontestable autorité.

Mais, bien que cette hypothèse soit très généralement acceptée, j'ai cru et je crois encore devoir la rejeter, parce que l'expérience ne la justifie point. Meissner, qui, le premier, a eu l'idée de ce double parasitisme et de cette migration passive, n'est pas parvenu à les réaliser expérimentalement. Il le reconnaît d'ailleurs en termes très précis : « Ich fütterte Wasserkäfer mit Ephemera-Larven, konnte aber von Gordien keine Spur auffinden. » Et cependant ces larves d'Éphémères étaient littéralement farcies d'embryons de *Gordius*. J'ai repris, pour mon édification personnelle, ce thème d'expériences, en le variant de toutes les manières, et le résultat a toujours été le même, c'est-à-dire purement négatif.

Mes expériences ont été faites dans les conditions suivantes :

Première expérience. — Une larve de *Dytiscus marginalis* dévore un *Nephelis octoculata* contenant de nombreux em-

(1) *Archiv für mikrosk. Anat.*, Bd. XXXIV, p. 252.
(2) *Die Parasiten des Menschen*, Bd. I, p. 46 et 105, 1879.

bryons de *Gordius gratianopolensis* à l'état d'enkystement. Pas d'infestation.

Deuxième expérience. — Deux *Carabus monilis*, ♂ et ♀, sont nourris avec des mouches et de la viande couvertes d'embryons libres de *Gordius violaceus*. Pas d'infestation.

Troisième expérience. — Un *Dytiscus marginalis* ♀ est nourri avec des Lymnées contenant de nombreux embryons de *Gordius aquaticus* à l'état d'enkystement. Pas d'infestation.

Quatrième expérience. — Un *Carabus monilis* ♀ est nourri avec des Planorbes contenant des embryons enkystés de *Gordius violaceus*. Pas d'infestation.

Cinquième expérience. — De nombreuses larves de *Musca vomitoria* sont alimentées avec de la viande couverte d'embryons de *Gordius violaceus*. L'examen microscopique le plus minutieux démontre que ces larves et les nymphes en provenant ne contiennent ni larves, ni embryons de *Gordius*.

Le résultat négatif de notre troisième expérience est particulièrement significatif; car cette expérience se trouvait précisément dans les conditions considérées par Linstow comme celles du développement normal de la larve du *Gordius aquaticus*.

L'impossibilité bien constatée d'infester des Insectes carnassiers par voie de l'alimentation au moyen d'embryons de *Gordius* préalablement enkystés dans le corps d'autres animaux m'avait convaincu, dès 1874, que les Insectes ne jouent pas normalement dans l'évolution des Gordiens le rôle d'hôtes intermédiaires. Je considérai leur parasitisme chez les Insectes comme tout à fait exceptionnel, et je rangeai tous les cas de ce genre sous la rubrique générale d'*anomalie d'habitat*. Je m'expliquais ce parasitisme exceptionnel de différentes manières, selon que l'hôte était un Insecte carnassier ou un Insecte herbivore, un Insecte aquatique ou un Insecte terrestre. J'émis en même temps l'idée que les embryons de *Gordius* enkystés dans les larves d'Insectes devaient, pour se développer normalement, passer dans

l'intestin d'un animal vertébré. Je supposai que les embryons enkystés dans la muqueuse intestinale des Poissons provenaient, par suite d'une migration passive, des embryons enkystés dans les larves des Culicitipulaires. Cette migration passive me paraissait toute naturelle. Les Poissons, en effet, sont très friands de ces larves d'Insectes ; et les deux hôtes successifs se trouvant des animaux aquatiques, je m'expliquais de la manière la plus simple le retour à la vie libre des individus adultes.

J'ai reconnu depuis que cette interprétation des faits est en réalité plus spécieuse que fondée. Les Insectes sont bien les hôtes normaux des Gordiens ; et il reste toujours à démontrer que ces vers peuvent se développer chez les Vertébrés. Ce que j'ai désigné, dans ma *Monographie des Dragonneaux* (1), sous le nom de deuxième forme larvaire ne mérite pas plus que ma première forme larvaire le nom de larve proprement dite. Il s'agit, dans l'un et l'autre cas, d'*embryons enkystés*. Or, on ne s'explique pas la nécessité d'un second enkystement si le changement d'hôte doit déterminer le développement du parasite. D'autre part, les embryons enkystés dans la muqueuse intestinale des Poissons ne donnent en cet état aucun signe de développement. Il faut donc supposer que la métamorphose ne commence que lorsque l'embryon sort de son kyste et passe à l'état libre, soit dans l'intestin du Poisson (2), soit dans l'eau, après avoir quitté son hôte. La difficulté est reculée, mais non résolue.

L'hypothèse d'un changement d'hôte et d'une migration

(1) *Archiv. de zool. expérim. et génér.*, t. IV, p. 209-220, 1874.

(2) Zschokke, dans ses *Recherches sur l'organisation et la distribution zoologique des vers parasites des poissons d'eau douce*, p. 81-82, rapporte avec doute au *Gordius aquaticus* un ver rond trouvé en février dans l'intestin d'un *Thymallus vulgaris*. Ce ver lui paraît avoir beaucoup d'affinités avec l'embryon des *Gordius*, et il le considère comme une véritable larve, établissant le passage de la forme embryonnaire à la forme adulte. Il est bien regrettable que Zschokke, faute d'un matériel suffisant, n'ait pas fait une étude plus complète de ce ver intéressant et surtout qu'il ne l'ait pas figuré. On ne peut, en citant son observation, que s'associer aux réserves qu'il formule lui-même.

passive est d'ailleurs insuffisante pour expliquer le parasitisme des Gordiens chez les Insectes; car tous les Insectes infestés par ces vers ne sont pas des Insectes carnassiers. Les Gordiens adultes trouvés dans la cavité abdominale des Orthoptères herbivores (Grillons, Locustes, Criquets, etc.) ne sauraient provenir d'embryons préalablement enkystés chez d'autres animaux. L'infestation des Insectes carnassiers ou herbivores, *dont les larves vivent sur le sol ou dans le sol*, s'explique très bien, au contraire, par des inondations naturelles ou artificielles. La plupart des Insectes terrestres, carnassiers ou herbivores, qui sont infestés par les *Gordius* vivent dans les prairies ou dans les terrains bas et marécageux, naturellement exposés à être submergés par les crues des ruisseaux ou des rivières. Les prairies artificielles sont soumises, pendant toute la belle saison, à des arrosages méthodiques. Or ce sont là, on le comprend de reste, d'excellentes occasions dont les embryons des *Gordius* doivent profiter (1). Puisque ces embryons peuvent se développer dans un Insecte herbivore, aussi bien que dans un Insecte carnassier, dans un Insecte terrestre, aussi bien que dans un Insecte aquatique, on ne voit pas la nécessité d'un changement d'hôte et d'une migration passive.

Tout tend à démontrer que les *Gordius*, comme les *Mermis*, se développent dans un seul et même hôte; et c'est ce que je soutiens depuis longtemps (2).

Aujourd'hui je vais plus loin, et j'affirme que l'enkystement de l'embryon ne représente pas une phase nécessaire de l'évolution des Gordiens.

Je m'explique maintenant cet enkystement d'une manière tout autre qu'on ne l'a fait jusqu'ici.

(1) J'en faisais la remarque en 1881, dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens*, p. 17; et les observations faites par Camerano, aux environs de Turin, sont venues confirmer ma manière de voir (*Ricerche intorno al Parassitismo ed al Polimorfismo dei Gordii*, p. 7, 1887).

(2) *Sur l'organisation et le développement des Gordiens* (*C. R. de l'Académie des sciences*, t. XC, p. 1569-1571, 1880).

L'embryon des Gordiens, une fois sorti de l'œuf et devenu libre dans l'eau, se met en quête de l'hôte aux dépens duquel doit s'effectuer son développement ultérieur. Tout animal qui, normalement ou accidentellement, subit le contact de l'eau, se trouve, par cela même, exposé aux attaques de l'embryon des Gordiens. L'infestation est toujours le résultat d'une migration active. L'embryon pénètre dans son hôte de vive force, à l'aide de l'armature céphalique dont il est pourvu. C'est un spectacle curieux, qu'il est facile de se procurer lorsqu'on possède des embryons vivants et des larves aquatiques d'Insectes susceptibles d'être examinées au microscope par transparence. On peut suivre ainsi toutes les phases de cette migration, et voir comment ce parasite infiniment petit parvient à perforer les tissus de son hôte. Sa manière de faire n'est pas sans analogie avec celle de la Taupe, qui chemine dans le sol. L'embryon, dont la tête se trouve normalement invaginée dans le corps, commence par faire saillir brusquement sa calotte céphalique. Les piquants dont celle-ci est armée pénètrent dans les tissus puis, en se renversant, les écartent et s'y fixent. Après avoir pris ce point d'appui, le petit ver met en jeu les muscles qui font mouvoir sa trompe; et celle-ci, grâce à ses trois stylets, s'enfonce profondément dans la plaie béante. Cela fait, il retire le tout, pour recommencer la même manœuvre. Il n'y a rien d'étonnant à ce qu'un petit animal aussi bien armé puisse s'insinuer de cette façon dans le corps gélatineux d'un Mollusque ou dans les tissus peu résistants d'un Têtard, d'un jeune Poisson ou d'une larve d'Insecte nouvellement éclose. Il se peut d'ailleurs qu'il profite, pour simplifier sa tâche, des orifices naturels de son hôte, fosses nasales, bouche ou anus. Des milliers d'animaux se trouvent ainsi infestés d'embryons de *Gordius*. Mais il s'en faut certainement de beaucoup que ces embryons, une fois parvenus dans le corps d'un animal, aient tous la chance d'y trouver les conditions biologiques nécessaires à leur évolution. Nombre d'entre eux se fourvoient, et sont obligés, pour ne pas périr immé-

diatement, de s'entourer d'une enveloppe protectrice. Telle est, selon moi, la véritable signification de l'enkystement des Gordiens. Ceux qui s'enkystent ne se développent pas et sont perdus pour la reproduction. Les embryons enkystés n'en sont pas moins de véritables parasites. Ils vivent aux dépens des tissus qui entourent leur kyste, et ne meurent, comme tant d'autres parasites à l'état d'enkystement, qu'après avoir séjourné dans leur hôte un temps plus ou moins long.

Le kyste qui protège l'embryon des Gordiens, pendant cette dernière phase de son existence, est constitué par une membrane résistante, parfaitement transparente et qui se laisse facilement isoler des tissus environnants. Sa forme est ordinairement très régulière, ovalaire ou arrondie, et sa surface est le plus souvent lisse; mais elle peut aussi, chez certaines espèces (*G. aquaticus*), présenter des plis ou bourrelets concentriques, qui ne sont en réalité que de simples déformations du kyste. La membrane constituante du kyste est plus ou moins épaisse et paraît formée de plusieurs couches superposées. Cette membrane est de nature conjonctive et a tous les caractères histologiques des formations cuticulaires. Elle subit à la longue les mêmes modifications chimiques que les cuticules : elle se chitinise. C'est sur la paroi interne du kyste que se manifeste tout d'abord cette chitinisation. La matière chitineuse apparaît sous la forme de petites granulations jaunâtres, dont le nombre et le volume vont toujours en augmentant, et qui finissent en s'agglomérant, par constituer de véritables concrétions, d'un brun plus ou moins foncé. Le kyste perd bientôt sa transparence et devient granuleux ; il se dilate et prend des dimensions qui égalent le double ou même le triple de son volume primitif. Les concrétions chitineuses envahissent peu à peu tout l'espace compris entre la paroi du kyste et l'embryon. Celui-ci, pressé et refoulé de toute part, tombe lui-même en dégénérescence, se fragmente, et finit par disparaître entièrement. Du kyste et de l'embryon, il ne reste en dernier lieu qu'un amas de

matière chitineuse, de forme irrégulière et de coloration noirâtre, qui, en raison de sa grande consistance, n'est point facilement résorbée par le tissu ambiant. Ces traînées chitineuses persistent longtemps dans le corps adipeux des Insectes et dans la muqueuse intestinale des Poissons.

§ 2. — État larvaire proprement dit.

Synonymie. — Zwischenzustand oder Puppenzustand, Leuckart, 1879. — Deuxième forme larvaire, Villot, 1886. — Larve, Villot, 1887.

On a ignoré jusque dans ces derniers temps par quel mode de développement s'effectue la métamorphose de l'embryon des Gordiens.

Meissner, dans ses *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen* (1), formule ainsi ses conjectures à cet égard : « Der Gordius Embryo ist eine Larve, welche beträchtliche Metamorphosen erleiden muss, um die Gestalt eines nematodenartigen Wurms zu erlangen; jedoch muss ich sogleich hier schon angeben, dass ich trotz später zu beschreibender Bemühungen leider nicht im Stande war, diese Metamorphosen zu beobachten, so dass auch durch Beobachtung wenigstens die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass jener Embryo eine Amme wäre, was aber wohl im hohem Grade unwahrscheinlich ist. Die Annhame eines Generationswechsels bei einer Gordiacee würde jeder Stütze entbehren, wärend mit der Metamorphose der Gordius sich am Mermis anreihet, wenn auch die Bedeutung dieses Vorganges für beide sehr verschieden ist, sofern bei Mermis nur ganz untergeordnete kleine Veränderungen, vielleicht nur das Abwerfen des Schwanzstachels der Larve das reife Thier charakterisiren, wärend sehr durchreifende und besonders frühzeitig eintretende Verwandlungen bei jener Gordiuslarve stattfinden müssen. »

Leuckart (2), en 1879, constate aussi cette lacune de nos

(1) *Zeitschr. für wissensch. Zool.*, Bd. VII, p. 129-130, 1856.
(2) *Die Parasiten des Menschen*, Bd. I, p. 146 (zweite Auflage).

connaissances : « Die Veränderungen, welche Gordiusembryonen ihrer definitiven Bildung entgegenführen, sind bis jetz leider noch unbekannt. Wir müssen das um so mehr bedauern, als sie uns vielleicht mit Verhältnissen bekannt machen, welche die sonderbare und vielfach auffallende Metamorphose der Echinorhynchen (1) den gewöhnlichen Entwicklungsvorgängen näher rückt, als das bisher geschehen ist. Eintsweilen möchten wir übrigens bei der Beurtheihung der wervandschaftlichen Beziehungen auf diese Eigenthümlichkeiten nur geringes Gewicht legen. Wissen wir doch zur Genüge, dass die Entwicklungsgeschichte auch sonst bei nahe stehenden Thieren nicht selten sehr verschiedene Wege einschlägt, hier vielleicht direct und rasch ihrem Ziele entgegeneilt, dort durch Metamorphose und Generationswechsel hindurch erst auf Umwegen ihren Abschluss findet. Und in letzer Instanz reducirt sich auch die Entwicklungsweise der Echinorhynchen auf eine Metamorphose, eine Metamorphose allerdings, wie sie kaum gründlicher und wollständiger gedacht werden kann, da im Laufe derselben so ziemlich Alles, was der ausgebildete Wurm besitzt, auf Kosten des Vorhandenen neu gebildet wird. »

Il s'agissait de découvrir l'état intermédiaire qui établit le passage de la forme embryonnaire à la forme adulte. Dans l'ignorance où l'on était des conditions biologiques de la métamorphose, on ne pouvait employer l'expérience pour se procurer des *Gordiens* en cet état de développement ; il fallait se résoudre à les chercher par l'observation directe.

J'ai eu le bonheur de faire cette découverte ; et il n'est pas inutile de dire par quel enchaînement d'observations et d'inductions je suis enfin parvenu à trouver la larve des Gordiens.

En explorant, au printemps de l'année 1884, un ruisseau des environs de Grenoble, dans lequel j'avais l'habitude de recueillir de nombreux exemplaires de *Gordius violaceus*,

(1) *Vergl. darüber meine Untersuchungen*, *Parasiten*, Bd. II, S. 811, ff.

je remarquai à la surface de l'eau plusieurs cadavres de *Procrustes coriaceus*. Ces Insectes avaient dû hiverner, s'être accouplés dès les premiers beaux jours et, leur ponte effectuée, avoir péri de leur mort naturelle. Je supposai que les *Gordius violaceus*, trouvés à la même époque à l'état libre, dans ce même ruisseau, devaient être sortis du corps de semblables Insectes. Ce qui n'était encore pour moi qu'une simple conjecture devint une réalité, lorsqu'au printemps suivant, en 1885, j'eus le plaisir de trouver un *Gordius violaceus* encore en moitié engagé dans l'abdomen d'un *Procrustes coriaceus*. Ce ver parasite était non seulement adulte, mais déjà vieux. Il ne m'en fournissait pas moins une précieuse indication. Je savais dès lors d'une manière positive que le *Gordius violaceus* se développe dans le tissu adipeux du *Procrustes coriaceus*; et je pouvais espérer de trouver dans ce même Coléoptère, à un autre moment de l'année, l'état larvaire proprement dit du *Gordius violaceus*. Je savais, d'autre part, que les femelles du *Gordius violaceus* s'accouplent et pondent dans le courant du mois d'avril. Des œufs de cette espèce, pondus dans mon laboratoire, s'étaient développés sous mes yeux; et j'avais pu constater que vers le milieu du mois de mai l'éclosion des embryons était déjà commencée. Il était plus que probable que la migration de ces embryons s'effectuait dans le courant de l'été, et que ceux-ci infestaient, à ce moment de l'année, les larves du *Procrustes coriaceus*. Je devais trouver, en automne, dans l'Insecte parfait la larve du *Gordius violaceus*. L'observation confirma complètement mes prévisions. Dix-sept *Procrustes coriaceus* furent recueillis et ouverts par moi dans le courant des mois de septembre, d'octobre et de novembre 1885; et j'eus la satisfaction de trouver dans cinq d'entre eux de nombreux exemplaires de *Gordius violaceus* à l'état larvaire proprement dit. Ces vers parasites se trouvaient dans la cavité abdominale de l'Insecte qui les hébergeait, enroulés en peloton autour de ses viscères.

J'ai décrit ces larves en 1886, dans ma *Revision des Gor-*

diens (1), et en 1887, dans mon *Mémoire sur l'Anatomie des Gordiens* (2); mais l'importance de ces données paraît avoir échappé aux auteurs qui ont écrit depuis sur l'organisation et le développement de ces intéressants Helminthes. Vejdovsky (3), parlant de mon *Mémoire sur l'Anatomie des Gordiens*, s'exprime ainsi : « Die Arbeit Villot's liefert somit keine neuen Beiträge zur Kenntniss der Gordiiden. » Linstow (4), dans son récent travail sur le développement et l'organisation du *Gordius tolosanus*, cite mon observation, mais en me reprochant de n'avoir pas su en apprécier la portée et la signification : « In seinen neuen Arbeit, Anatomie des Gordiens, giebt Villot an, selber zahlreiche Larven von Gordius violaceus in 5 Exemplaren von Procrustes coriaceus gefunden zu haben, ohne sich weiter auf die Tragweite und Deutung dieses Fundes einzulassen. »

On me permettra donc d'insister ici sur cette partie importante de mes recherches.

La larve proprement dite des Gordiens ressemble beaucoup, à première vue, à l'état jeune de la forme adulte. Les dimensions et la forme générale du corps sont à peu près identiques; mais on remarque une différence notable dans la coloration des téguments. La larve est, d'un bout à l'autre, d'un blanc pur. Tous ses tissus sont mous, et si peu cohérents, qu'on doit, pour ne pas rompre le ver en le déroulant, prendre les plus grandes précautions. Cette mollesse et cette friabilité des tissus de la larve sont la conséquence de l'imperfection de leur développement et de l'abondance des éléments graisseux qu'ils contiennent. C'est un véritable état pulpeux, très caractéristique.

L'étude anatomique de la larve offre un grand intérêt, non seulement pour préciser la définition de l'état larvaire,

(1) *Annales des sciences naturelles, zool.*, 7e série, t. I, art. n° 5, p. 311-312.

(2) *Annales des sciences naturelles, zool.*, 7e série, t. II, art. n° 4, p. 190, 193 et 200.

(3) *Studien über Gordiiden* (*Zweite Mittheilung*) in *Zeitsch. für wissensch. Zool.*, Bd. XLVI, p. 212, 1888.

(4) *Archiv für mikrosk. Anatomie*, Bd. XXXIV, p. 251, 1889.

mais encore pour la détermination des tissus et des organes des individus adultes. Si l'organisation de ces derniers a été si discutée, cela tient en grande partie à l'ignorance où l'on était relativement à la structure de la larve.

Il n'existe chez la larve qu'une seule couche cuticulaire, très mince, entièrement anhiste et toujours lisse, c'est-à-dire dépourvue de papilles et d'aréoles. Cette couche cuticulaire représente la cuticule primitive, celle de l'embryon. Elle se prolonge à l'extrémité antérieure sous la forme d'un rostre, de dimension microscopique, qui peut encore s'invaginer et se dévaginer au gré de l'animal. Ce rostre est encore armé des trois stylets de l'embryon, et il se meut à l'aide des trois muscles spéciaux dont nous avons déjà parlé en décrivant l'embryon.

Au-dessous de la cuticule se trouve une couche cellulaire, que nous désignerons, comme tout le monde, sous le nom d'*hypoderme*. Ce mot, ainsi que l'indique son étymologie, n'exprime qu'un simple rapport de position, une connexion. C'est un synonyme de cette autre dénomination, non moins employée, de « couche sous-cutanée ». Pour le zoologiste qui ne veut pas se payer de mots, il s'agit de déterminer la nature de cette couche cellulaire sous le triple point de vue de l'embryogénie, de l'histologie et de la physiologie.

L'hypoderme représente le feuillet externe du blastoderme, c'est-à-dire une couche de cellules embryonnaires (1). Mais ces éléments embryonnaires ne tardent pas à se différencier. Nous avons vu qu'ils produisent par sécrétion la cuticule de l'embryon; nous verrons plus loin qu'ils sécrètent aussi la cuticule caractéristique de l'état adulte. On peut donc considérer cette couche sous-cutanée ou hypo-

(1) Il est d'usage de classer le tissu blastodermique parmi les épithéliums. C'est là le résultat, croyons-nous, d'une regrettable confusion. Les cellules blastodermiques sont de véritables cellules embryonnaires, c'est-à-dire des éléments indifférents, mais susceptibles d'évoluer de différentes manières. Les cellules épithéliales, au contraire, représentent des éléments définitifs. On peut les considérer comme des cellules blastodermiques qui, par suite d'un arrêt de développement, restent à l'état embryonnaire.

dermique comme la matrice des téguments; et c'est là une manière de voir sur laquelle tout le monde est d'accord. Il s'agit seulement de savoir si cette couche de cellules embryonnaires ne subit point d'autres différenciations. Or, j'ai démontré que le système nerveux se rattache à l'hypoderme par les rapports de ses éléments histologiques. Le système nerveux périphérique, le plexus ventral et le système nerveux central font, en effet, intégralement partie de l'hypoderme, et ne représentent autre chose qu'une différenciation fibrillaire du protoplasme des cellules embryonnaires qui constituent le feuillet externe du blastoderme. C'est là la thèse que je soutiens depuis longtemps et que j'ai présentée pour la première fois en 1874, dans ma *Monographie des Dragonneaux* (1). Mais quelques erreurs de détail s'étaient glissées dans ma description. Je les ai relevées et rectifiées dans mes publications subséquentes (2).

Ces faits étaient trop nouveaux, dérangeaient trop les idées reçues, pour être admis sans conteste. Les observateurs qui sont venus après moi n'ont tenu aucun compte de mon interprétation ou bien l'ont déclarée complètement inadmissible.

Vejdovsky, dans son Mémoire sur la Morphologie des Gordiens (3), considère mon opinion comme dépourvue de fondement et formule la sienne de la manière suivante : « Die Hypodermis kann immer als eine sensorielle Schicht angesehen werden, wie es auch bei vielen Annulaten, deren Bauchstrang mit ihr in engem Zusammenhange steht, der Fall ist; nichtsdestoweniger betrachten wir dieselbe als eine cuticulabildende Matrix, die in ihren verschieden Gestaltungs verhältnissen immer von einer Epithelschicht ableitbar ist. »

(1) *Archiv. de zool. expérim. et génér.*, t. III, p. 187-188; pl. VI *bis*, fig. 29.

(2) *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (*Ann. des sc. nat. zool.*, 6e série, t. I, art. n° 3, p. 27-32, 1881). — *Sur l'anatomie des Gordiens* (*Ann. des sc. nat. zool.*, 7e série, t. II, art. n° 4, p. 192-194, 1887).

(3) *Zur Morphologie der Gordiiden* (*Zeits. f. wissensch. Zool.*, XLIII Bd., p. 380, 1886).

Camerano, dans ses *Ricerche intorno alla Anatomia ed Istologia dei Gordii*, publiées en 1888, discute longuement la question de savoir si la couche sous-cutanée des Gordiens est de nature épithéliale ou de nature nerveuse, comme je le soutiens. Il pense que la structure cellulaire de cette couche ne peut laisser aucun doute sur sa nature épithéliale. Il propose, en conséquence, de donner à l'hypoderme des auteurs le nom d'*épiderme*.

Michel, qui, postérieurement aux recherches de Camerano a publié une Note sur cette question controversée (1), est du même avis que le zoologiste de Turin. L'attribution, faite par moi, d'une nature nerveuse à la couche sous-cutanée, lui semble tout à fait inadmissible. Les préparations qu'il a obtenues montrent, d'après lui, qu'une telle interprétation ne saurait être appliquée à une couche aussi nettement cellulaire. Il rejette, comme Camerano, l'ancienne dénomination d'hypoderme, et veut aussi appliquer à la couche sous-cutanée le nom d'épiderme.

J'ai répondu aux critiques de Camerano et de Michel dans une Note *sur l'hypoderme et le système nerveux périphérique des Gordiens* (2). Cette Note préliminaire avait simplement pour but de montrer que la structure cellulaire de la couche sous-cutanée n'a rien d'incompatible avec la nature nerveuse que je lui attribue. Mais il paraît que je n'ai pas encore réussi à me faire comprendre, puisque Camerano disait, au mois d'avril 1889 : « I resultati del Michel sono importanti, poichè vengono a confermare in modo indubitato la natura epidermica dello strato cellulare dell' integumento dei Gordii e non ipodermica modificata, come sostenne il Villot e come sostiene tuttora in una nota recente pubblicata nei Compt. Rendus (11-18 febbraio 1889) in riposto alla nota del Michel. »

Il me faut donc, à mon grand regret, revenir encore sur

(1) *De l'existence d'un véritable épiderme cellulaire chez les Nématodes et spécialement les Gordiens* (*C. R. Acad. des sc.*, t. CVII, p. 1175-1177, 1888).

(2) *C. R. de l'Acad. des sciences*, séance du 11 février 1889.

ce point. Je n'ai jamais contesté que les Gordiens puissent, à un certain moment de leur existence, avoir un hypoderme entièrement formé de cellules bien distinctes. « Cela n'est pas douteux, disais-je en 1881, dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (1), puisque tous les tissus des animaux ne sont primitivement représentés que par des cellules embryonnaires. » En 1887, dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens* (2), j'ai décrit l'hypoderme cellulaire de la larve du *Gordius violaceus*. C'est aussi un fait très positif que des traces de cette structure cellulaire persistent dans l'hypoderme des individus adultes. Je conserve, parmi de nombreux dessins exécutés par moi en 1872 et restés inédits, des figures qui le prouvent péremptoirement. La structure cellulaire de l'hypoderme des Gordiens a d'ailleurs été constatée bien avant cette époque par Meissner, et elle l'a été depuis par Bütschli, von Linstow et Vejdovsky. Camerano et Michel n'ont fait que confirmer des observations déjà bien anciennes. Tout cela est certainement aujourd'hui hors de discussion; mais tout cela ne prouve nullement que les cellules de l'hypoderme des Gordiens soient des cellules épithéliales, encore moins des cellules épidermiques. Je crois donc que Camerano et Michel se font grandement illusion lorsqu'ils affirment avoir, par leurs observations, « définitivement fixé la véritable structure de l'épiderme des Gordiens, et renversé les erreurs sur sa constitution protoplasmique ou nerveuse. » Pour en arriver là, il faudrait avoir démontré que ces soi-disant cellules épidermiques ne subissent aucune évolution. Il faudrait surtout avoir prouvé que le protoplasme des cellules de l'hypoderme ne se différencie pas en fibrilles, et que les dites fibrilles hypodermiques ne sont point en rapport de continuité avec les éléments du système nerveux périphérique des Gordiens. Tant qu'on ne nous aura point fourni cette preuve, nous nous croirons en droit de persister dans notre manière

(1) *Annales des sciences naturelles*, 6e série, t. XI, art. n° 3, p. 28.
(2) *Annales des sciences naturelles*, *zool.*, 7e série, t. II, p. 193.

de voir. Celle-ci serait-elle si difficile à admettre? Serait-il donc si étonnant de voir des cellules ectodermiques se transformer en éléments nerveux? Je trouve, je l'avoue, la chose toute naturelle; et ce que l'on sait aujourd'hui du mode de formation du système musculaire des animaux inférieurs ne me paraît pas sans analogie avec la manière dont je m'explique le développement du système nerveux des Gordiens. Les « myoblastes » des auteurs modernes ne sont autre chose que des cellules embryonnaires dont le protoplasme passe à l'état fibrillaire et se transforme en éléments musculaires. Ces myoblastes peuvent aussi, par leur juxtaposition, former une couche cellulaire d'apparence épithéliale, ainsi que Korotneff l'a observé dans l'ectoderme du péristome de la Lucernaire (1). La nature de ces myoblastes des Cœlentérés a été aussi fort discutée. Kleinenberg les a décrits sous le nom d'*éléments neuro-musculaires*, tandis que Korotneff y voit des *éléments épithélio-musculeux*. Ce faux épithélium de l'ectoderme de l'Hydre et de la Lucernaire me semble parfaitement comparable au faux épithélium de l'ectoderme des Gordiens; et il est certainement beaucoup plus facile d'admettre la nature nerveuse de ce dernier que la nature musculaire du premier.

L'hypoderme de la larve du *G. violaceus* est constitué par de grandes et belles cellules prismatiques, à contours hexagonaux. Ces cellules mesurent en hauteur $0^{mm},030$, et en largeur $0^{mm},010$. On remarque à l'intérieur de chaque cellule un fort beau noyau ovalaire, qui mesure dans son grand axe $0^{mm},010$, et un nucléole, qui a $0^{mm},02$ de diamètre. Le carmin colore vivement le noyau, mais n'agit point sur le nucléole, qui conserve toujours une teinte jaunâtre, très caractéristique.

Examiné par sa surface sous-cuticulaire, l'hypoderme a tout à fait l'aspect d'un épithélium pavimenteux. Les limites des cellules, représentées par leurs bords adossés, sont par-

(1) *Histologie de l'Hydre et de la Lucernaire* (*Archiv. de zool. expérim. et génér.*, t. V, p. 380; pl. XV, fig. 8).

faitement nettes. Le protoplasme, qui entoure le noyau, paraît granuleux. Quant aux noyaux, ils s'offrent à l'observateur sous divers aspects, qui correspondent à autant de phases de leur évolution. Le noyau de la cellule hypodermique est pourvu d'une membrane d'enveloppe et représente une véritable vésicule, au sein de laquelle s'élabore la substance chitinogène. Cette matière demi-fluide, en s'accumulant à l'intérieur du noyau, le distend de plus en plus, et ce dernier, à mesure qu'il grossit, refoule vers la périphérie le protoplasme de la cellule. Il en résulte, pour chaque cellule, un accroissement notable de son volume; mais il s'en faut de beaucoup que toutes les cellules s'accroissent en même temps et qu'elles atteignent toutes la même taille. Cette évolution du noyau de la cellule hypodermique joue le principal rôle dans la formation des aréoles cuticulaires chez les espèces qui en sont pourvues. Ainsi que Michel l'a reconnu le premier, chaque aréole cuticulaire correspond à une cellule hypodermique. Les limites de l'aréole sont formées par la paroi du noyau vésiculisé, et les espaces interaréolaires représentent la bordure de protoplasme refoulé par le noyau. La cuticule larvaire, détachée avec soin de la couche hypodermique, porte à sa face inférieure l'empreinte des cellules sous-jacentes; et il est facile de voir que les traits de cette empreinte coïncident parfaitement, soit pour la forme, soit pour les dimensions, avec les aréoles de la cuticule de l'adulte. On peut aussi observer sous la cuticule embryonnaire de la larve l'ébauche de la deuxième cuticule. La substance chitinogène, sécrétée par le noyau, commence à sourdre dans les interstices cellulaires, et vient s'étaler, sous forme d'anneau, à la face supérieure de chaque cellule. Il se forme ainsi, entre l'hypoderme et la cuticule embryonnaire, une couche de plus en plus épaisse de substance chitinogène, qui refoule et comprime la couche hypodermique (1). Aussi

(1) C'est à l'extrémité céphalique et au voisinage de l'orifice ano-génital que se montrent, chez la larve, les premiers linéaments de la deuxième cuticule; mais on n'y distingue encore aucun indice de structure fibrillaire. Ils consistent uniquement en un amas de substance granuleuse.

voit-on celle-ci diminuer graduellement d'épaisseur à mesure que se développe la matrice de la seconde cuticule. Les noyaux des cellules hypodermiques, après avoir sécrété la substance chitinogène, se flétrissent et prennent, par suite du retrait de leur enveloppe, une forme étoilée. C'est la forme sous laquelle on les observe dans l'hypoderme des individus adultes. C'est aussi en cet état que je les ai décrits et figurés en 1874, dans ma *Monographie des Dragonneaux* (1) et en 1881, dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (2). Mes dessins sont, toutefois, un peu schématiques, en ce sens qu'ils représentent des anastomoses qui n'existent point en réalité. Les rapports que j'ai figurés entre les noyaux et les papilles cuticulaires sont aussi purement schématiques. Il n'existe, non plus, aucun rapport de continuité entre les noyaux étoilés et les fibrilles protoplasmiques dont je parlerai plus loin. Je reconnais donc avoir fait erreur lorsque j'ai considéré ces noyaux comme de véritables cellules de nature nerveuse. Ils ne jouent pas davantage le rôle de vésicules aquifères, que je leur ai ensuite attribué. Ils ont, ainsi que me l'a montré l'étude de l'hypoderme larvaire, pour véritable et unique fonction de sécréter la substance chitinogène, qui constitue la matrice des formations cuticulaires.

Pour étudier les transformations du protoplasme des cellules hypodermiques, il faut pratiquer des coupes, soit longitudinales, soit transversales. On arrive ainsi à se convaincre que les soi-disant granulations protoplasmiques ne représentent autre chose que la coupe optique de véritables fibrilles, disposées dans le sens de la hauteur des cellules (3). C'est là un fait absolument certain, et que l'on peut vérifier

(1) *Archiv. de zool. expérim. et génér.*, t. III, pl. VI *bis*, fig. 29 et 30.

(2) *Ann. des sc. nat. zool.*, 6e série, t. XI, pl. IV, fig. 10.

(3) Des formations fibrillaires analogues ont été observées dans les cellules hypodermiques des Échinorhynques à l'état larvaire. Mais il s'agirait, dit-on, de fibres musculaires, et non point de fibres nerveuses. Voir J. Kaiser, *Ueber die Entwicklung des Échinorhynchus gigas* (*Zool. Anzeig.*, n° 257, p. 417, 1887).

aussi bien sur l'hypoderme de la larve que sur l'hypoderme de l'adulte. Je l'ai signalé en 1881, dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (p. 28) et confirmé en 1887, dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens* (p. 193). J'avais reconnu dès lors que ces fibrilles sont de nature nerveuse ; mais ce n'est qu'en 1889, que j'ai pu observer leurs véritables connexions avec le système nerveux périphérique (1). Ces fibrilles nerveuses viennent s'insérer sur les cellules ganglionnaires du réseau périphérique, qui se trouve situé entre les cellules hypodermiques et le périmysium (2).

Les diverses parties du système nerveux sont déjà parfaitement constituées chez la larve, et je ne puis rien ajouter à la description que j'en ai donnée dans mes précédentes publications. Je me bornerai à relever une assertion complètement inexacte que je trouve à ce sujet dans le récent travail de Vejdovsky (3) : « Ich führe nähmlich als den ersten Beobachter des Nervensystems der Gordiiden Bütschli an, welcher es thatsächlich ist, indem er den Bauchstrang in seiner Arbeit « Giebt es Holomyiarier » 1873 annäherungsweise richtig abbildet und als « Bauchstrang » deutet. » C'est Meissner, n'en déplaise à Vejdovsky, qui a le premier décrit et figuré le système nerveux central des Gordiens. « Mais je dois faire remarquer, disais-je dans ma *Monographie*, que son « Nervenstrang » ne représente en réalité que la partie cellulaire du véritable cordon ventral ; et qu'il place à tort l'autre partie sous le nom de « Bauchstrang » en dehors du système nerveux. Il n'a point vu les fibres transversales qui rattachent son Bauchstrang à son Nervenstrang, et que, par conséquent, il n'y avait pas là deux cor-

(1) *Sur l'hypoderme et le système nerveux périphérique des Gordiens* (*C. R. de l'Acad. des sc.*, séance du 11 février 1889).

(2) Cette couche nerveuse sous-hypodermique se trouve déjà indiquée dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens*, pl. IV, fig. 9.

(3) *Studien über Gordiiden* (*Zeitsch. für wissensch. Zool.*, XLVI Bd., p. 213, 1888).

dons distincts, mais un seul et même cordon entièrement nerveux. » Les déterminations de Meissner furent, comme on le sait, généralement critiquées, et notamment par Leydig, Schneider et Grenacher. Bütschli, dans le travail cité par Vejdovsky, ne tranche point cette question litigieuse. Il ne la discute même pas dans son texte, où l'on ne trouve aucun passage concernant le système nerveux des Gordiens. L'expression de «Bauchstrang», qu'il applique au cordon ventral dans l'explication de ses figures, n'a par elle-même aucune signification physiologique. Quant à l'unité anatomique de l'organe en question, elle avait déjà été reconnue par Grenacher. Il suffit d'ailleurs de comparer les figures de Bütschli avec les miennes, pour se convaincre que le naturaliste allemand était encore bien loin de se faire une idée exacte de la structure histologique du cordon ventral des Gordiens. La détermination physiologique de cet organe, telle que je l'ai donnée dans ma *Monographie*, parut même très originale. Claus, dans son Traité de Zoologie (1), s'exprime ainsi : « Le *Gordius* présente un cordon ventral très développé, qui correspond à une ligne médiane, et qui joue peut-être le rôle d'un cordon élastique. » Quelques lignes plus loin, il caractérise la famille des *Gordiides* de la manière suivante : « Formes allongées, filiformes, sans papilles buccales ni champs latéraux, avec un cordon ventral, que récemment M. Villot a considéré comme un système nerveux. » Küchenmeister et Zürn, dans leur *Traité des parasites de l'homme* (2), citent aussi, comme une opinion tout à fait particulière, ma détermination physiologique du cordon ventral des Gordiens : « Der Bauchstrang der Gordiaceen wird von Villot als Nervenstrang gedeutet. » On peut s'étonner, après cela, que Vejdovsky vienne aujourd'hui revendiquer pour Bütschli le mérite d'avoir, le premier, exactement interprété la nature physiologique de cet organe. C'est à moi qu'appartient aussi la découverte des nerfs du

(1) Traduction française, publiée en 1878.
(2) *Die Parasiten des Menschen*, Zweite Auflage, p. 381.

sillon ventral et du réseau ganglionnaire périphérique.

Le mésoderme, qui, ainsi que je l'ai déjà dit, représente la partie périphérique de l'endoderme, n'est encore constitué au début du développement larvaire que par des cellules embryonnaires. Ces cellules, qui sont fort petites et peu nombreuses chez l'embryon, prolifèrent beaucoup chez la larve et y prennent un rapide accrroissement. Leur paroi s'épaissit; leur contenu se charge d'éléments graisseux; et leur noyau passe à l'état granuleux. En se multipliant, ces cellules se pressent les unes contre les autres et forment une masse compacte (Zellkörper), qui occupe tout l'espace compris entre le système nerveux et l'intestin. La cavité primitive du corps de l'embryon (Blastocœle) est dès lors complètement oblitérée (1).

Les cellules embryonnaires de la périphérie du mésoderme se transforment en myoblastes et constituent par leur ensemble la couche musculaire (muscle cylindrique). J'ai fait connaître en 1881, dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (2), et en 1887, dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens* (3), toutes les phases de cette évolution. Je me bornerai à insister ici sur quelques points encore controversés. Je dois faire remarquer avant tout que les figures du muscle cylindrique données par Vejdovsky (4) et Camerano (5) ne représentent point l'état normal des fibres musculaires. Les vides figurés correspondent à la cavité des fibres musculaires artificiellement distendues. Cette modification est due à l'action des réactifs employés et à ce fait que la substance musculaire de la fibre adhère très fortement au périmysium. Le seul

(1) Camerano prétend à tort que les cellules mésodermiques peuvent encore proliférer chez l'adulte. Vejdovsky, qui avait aussi admis dans son premier travail cette tardive prolifération, avoue dans le second qu'il n'a pu trouver chez l'adulte aucune cellule mésodermique en voie de division.

(2) *Ann. des sc. nat. zool.*, 6e série, t. XI, p. 32-36, pl. V, fig. 21-22.

(3) *Ann. des sc. nat. zool.*, 7e série, t. II, p. 196-199.

(4) *Zur Morphologie der Gordiiden*, taf. VII, fig. 48. — *Studien über Gordiiden*, taf. XVIII, fig. 7.

(5) *Ricerche intorno alla Anatomia ed Istologia dei Gordii*, tav. V, fig. 2.

avantage que présente cette altération de l'état normal est de mettre en évidence l'existence du noyau de la fibre musculaire. Celui-ci, qui est, comme la fibre elle-même, très aplati dans le sens transversal, se montre alors par côté, c'est-à-dire sur une surface égale à l'épaisseur de la coupe, qui est toujours beaucoup plus considérable que la largeur du noyau. Le noyau de la cellule embryonnaire persiste dans la fibre musculaire entièrement développée. Ce fait, que j'ai méconnu dans mes précédentes publications, me paraît aujourd'hui parfaitement démontré et hors de discussion. Mais ce que je persiste à nier, c'est l'existence de *noyaux intermusculaires*, admise par Vejdovsky. Le noyau est toujours situé à l'intérieur de la fibre musculaire, jamais en dehors. Je maintiens aussi que les fibres du muscle cylindrique sont solidement enchâssées dans un cadre de substance conjonctive, auquel j'ai donné le nom de *périmysium*. Cette substance conjonctive résulte, ainsi que je l'ai montré en 1881, de la fusion des enveloppes des cellules embryonnaires qui constituent les fibres musculaires, et rattache intimement le muscle cylindrique au parenchyme. Cette particularité de structure, que j'ai le premier signalée et décrite, a été retrouvée tout récemment par Camerano. Le naturaliste de Turin s'exprime ainsi : « Fra le fibre muscolari e l'epidermide esiste, a giudicare da quanto si scorge con ingrandimenti molto forti (ob. 1/12 Zeiss, oc. 4) uno strato sottilissimo nel quale sono, per dir così, impiantate le fibre. In questo strato corrono filamenti nervosi che discendono dalla lamina mediana del cordone nervoso ventrale e che si portano ai muscoli stessi (1). Con minore evidenza ho scorto il penetrare di questa sostanza fra le varie lamine muscolari. » Vejdovsky n'en continue pas moins, dans ses *Studien über Gordiiden*, à affirmer « dass es kein Perimysium giebt. » Il est cependant bien facile de se convaincre de l'existence du périmysium. Il suffit de faire des coupes transversales et de

(1) Ce sont ces filets nerveux, qui traversent le perimysium, que j'ai décrits en 1887 sous le nom de canalicules aquifères.

les colorer au picrocarminate d'ammoniaque. On obtient la double coloration. Les fibres musculaires prennent la couleur de l'acide picrique, tandis que le périmysium prend celle du carmin, le contraste et les limites de ces deux tissus deviennent ainsi bien évidents. Camerano dit que, à son avis, les muscles des Gordiens ont beaucoup d'analogie avec ceux des Nématoïdes. C'est ce que je soutiens depuis longtemps et ce que j'ai répété déjà bien des fois. Mais, si ces analogies sont très réelles, il n'existe pas moins, ainsi que j'ai eu soin de le faire remarquer, des différences importantes entre le système musculaire des Gordiens et celui des Nématoïdes. La transformation de la cellule embryonnaire en fibre musculaire est beaucoup plus complète chez les Gordiens que chez les Nématoïdes.

La partie du mésoderme qui ne s'est pas différenciée en fibres musculaires constitue le *parenchyme*. Celui-ci forme chez la larve, avant le développement des organes génitaux, une masse compacte de cellules embryonnaires, dans laquelle ne se trouve aucune espèce de cavité (1). Les grandes et belles cellules du parenchyme prennent, par suite de leur compression réciproque, une forme cubique et se disposent par rangées transversales très régulières. Mais je ne saurais voir dans cette disposition, comme le veut von Linstow, l'indice d'une division en segments.

L'appareil génital, chez le mâle comme chez la femelle, ne représente autre chose qu'un développement spécial du *cloaque* (2), et non point de l'intestin, comme le disent à tort Vej-

(1) Vejdovsky prétend que ces données sont maintenant, par suite des progrès de l'embryogénie, entièrement dépourvues d'intérêt et absolument inadmissibles. Je reconnais bien volontiers que ce processus de développement, que j'ai fait connaître en 1874, n'a plus aujourd'hui l'attrait de la nouveauté; mais ce n'est pas une raison, ce me semble, pour en contester la réalité. Il existe encore aujourd'hui, comme il y a vingt ans, des vers cavitaires et des vers parenchymateux, et toutes les subtilités de la « théorie du cœlome » n'empêcheront pas les Gordiens d'avoir un parenchyme et d'être dépourvus d'une véritable cavité du corps.

(2) Le cloaque des adultes est déjà représenté chez l'embryon par une dilatation particulière de l'appareil digestif. Dans ma *Monographie des Dra-*

dovsky et Camerano. Ce développement s'effectue de la manière la plus simple. Il est le résultat de la prolifération des cellules épithéliales et du bourgeonnement de la cuticule du cloaque.

L'appareil mâle se compose d'un cloaque, de deux canaux déférents et de deux tubes testiculaires. Le cloaque, dont j'ai donné une figure très exacte dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (Pl. V, fig. 16), est formé par la cuticule, l'hypoderme et le muscle cylindrique, qui se trouvent en quelque sorte refoulés dans l'intérieur du corps. Les cellules hypodermiques se transforment en glandes monocellulaires et sécrètent un liquide qui se mêle au sperme au moment de l'éjaculation. Ce liquide se solidifie au contact de l'eau ou de l'alcool. Il n'est pas rare de voir, sur des échantillons conservés dans l'alcool, le sperme faire saillie à l'orifice ano-génital sous la forme d'un cordon analogue aux cordons ovigères dont nous parlerons plus loin. Le muscle du cloaque, que j'ai décrit en 1874 et 1881, n'a été exactement représenté ni par Vejdovsky, ni par Camerano, ni par von Linstow. Cela tient tout simplement à ce que ces naturalistes n'ont pas eu sous les yeux des coupes transversales ou longitudinales passant rigoureusement par les axes de cet organe. La figure 47 de Vejdovsky (1) et la figure 10 de von Linstow (2) représentent un système de fibres tendineuses disposées en x, qui a pour fonction de maintenir en place le cloaque, lorsque celui-ci vient à se contracter. Ces éléments fibrillaires ne sont point de nature musculaire, comme le croient Vejdovsky et von Linstow. Ce sont des éléments du parenchyme, modifiés et transformés en fibrilles élastiques, ainsi que je l'ai dit en 1887, dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens* (p. 208). Malgré les affirmations contraires de Vejdovsky (3), cet

gonneaux, j'ai confondu sous la même dénomination l'intestin et le cloaque de l'embryon.

(1) *Zur Morphologie der Gordiiden*, p. 418-419.

(2) *Ueber die Entwicklungsgeschichte und die Anatomie von Gordius tolosanus*, *Duj.*, p. 256.

(3) *Studien über Gordiiden*, p. 211.

appareil de fixation est bien de même nature que celui qu'on observe à l'extrémité antérieure du corps, au voisinage de l'œsophage. Camerano (1) partage ma manière de voir à cet égard. J'ai dit en 1887 dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens*, p. 208-209, qu'il n'existe chez ces vers ni bourse copulatrice, ni pénis, et j'ai expliqué comment Vejdovsky, qui prétend avoir vu ces organes, avait été induit en erreur par ses préparations. C'est encore un point sur lequel je suis parfaitement d'accord avec Camerano. « Anzitutto — dit le zoologiste de Turin — io debbo dire che, per quante estremità posteriori di maschi di *G. tolosanus*, *G. Preslii*, *G. Rosæ*, *G. Villoti*, io abbia ridotto in sezioni sottilissime, non mi venne mai fatto di osservare nè il *pene*, nè la *bursa copulatrix* descritte dal Vejdovsky, e riguardo a queste parti io sono pienamente d'accordo col Villot nel ritenere le descrizioni del Vejdovsky fondate sopra una erronea interpretazione di alcuni preparati. » Linstow ne s'exprime pas autrement : « Aeussere Copulationsorgane, wie Vejdovsky sie beschreibt und abbildet, habe ich bei der von mir untersuchten Art in keinem Falle gefunden; die Bursa halte ich für verhärtete Spermamasse, den Cirrus für ein Kunstproduct. »

Les deux canaux déférents s'ouvrent dans le fond du cloaque et se trouvent logés dans l'épaisseur du muscle constricteur de cet organe, ainsi que le montrent la figure 23 de ma *Monographie des Dragonneaux* et la figure 16 de mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens*. Grenacher, dans son travail sur l'anatomie du genre *Gordius* (fig. 18), avait déjà représenté les orifices des canaux déférents. Les observations de Grenacher et les miennes ont été, sur ce point, confirmées par Vejdovsky, en 1886; mais le naturaliste de Prague n'a nullement le droit de s'attribuer la découverte de ces organes, ainsi qu'il l'a fait encore tout récemment.

(1) *Ricerche intorno alla Anatomia ed Istologia dei Gordii*, p. 50.

Après avoir traversé le muscle du cloaque, les canaux déférents s'élargissent et constituent les deux tubes testiculaires, qui se prolongent dans la région dorsale jusque vers l'extrémité céphalique, où ils se terminent en cæcum effilé. Les deux tubes testiculaires sont, chez la larve, non seulement formés, mais déjà en pleine activité de production. On trouve dans leur intérieur de nombreuses grappes de cellules spermatogènes. Ces grappes se forment par bourgeonnement endogène de la paroi du tube testiculaire. Celle-ci est constituée, comme tout le reste de l'appareil, par une cuticule externe et une couche interne de cellules épithéliales. Ce sont ces cellules qui, par leur prolifération, produisent les grappes spermatogènes. Linstow, dans son récent travail sur l'organisation du *Gordius tolosanus* (1), a décrit et figuré les grappes spermatogènes, qu'il a observées sur de jeunes individus adultes de cette espèce. Il est donc aujourd'hui parfaitement démontré que les deux tubes dorsaux des Gordiens mâles sont bien les organes producteurs du sperme et méritent par conséquent le nom de *tubes testiculaires* que nous leur donnons.

L'appareil femelle se compose d'un cloaque, de deux oviductes, de deux tubes ovariens et d'un réceptacle séminal.

Ainsi que je l'ai établi en 1887, dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens*, le cloaque (Uterus de Meissner) se divise en deux parties bien distinctes, auxquelles j'ai donné les noms d'*utérus* et de *vestibule*.

L'utérus (Uterus de Grenacher et de von Linstow, Atrium de Vejdovsky, Diverticolo cloacale de Camerano) est parfaitement caractérisé par sa structure aussi bien que par son usage. Sa paroi, qui est constituée, comme celle de l'intestin, par une cuticule externe et une couche interne de cellules épithéliales, se replie à l'intérieur de l'organe sous forme de lamelles rayonnantes. Ces refoulements internes de la paroi de l'utérus ont été aussi mal décrits que mal

(1) *Archiv f. mikroskop. Anatomie*, Bd. XXXIV, p. 262-263; taf. XV, fig. 26.

interprétés par les auteurs. Vejdovsky (1), qui a pris leur axe cuticulaire pour un canal central, les considère comme des glandes colossales (colossalen Atrialdrüsen). Camerano (2) parle aussi de « ghiandole voluminose », mais sans les décrire; et le dessin auquel il renvoie dans son texte ne peut donner aucune idée de la structure des glandes en question. Linstow (3) les décrit et les figure sous les noms de « pilzförmige Bildungen » et de « Netzwerk einzelliger Drüsen ». Vedjovsky et Camerano veulent distinguer dans l'utérus deux parties : une partie supérieure, non glandulaire, dans laquelle s'effectuerait la fécondation des ovules; et une partie inférieure, glandulaire, qui sécréterait le liquide destiné à former les enveloppes propres de l'œuf. C'est une manière de voir que je ne puis partager. La division en question ne me paraît pouvoir se justifier ni au point de vue anatomique, ni au point de vue physiologique. La partie supérieure de l'utérus a absolument la même structure que la partie inférieure. On trouve dans l'une et l'autre les lamelles rayonnantes dont nous avons expliqué le mode de formation. Les glandes monocellulaires qui forment le revêtement interne de ces refoulements de la paroi de l'utérus ne sont point localisées dans la partie inférieure de l'organe; elles existent aussi dans sa partie supérieure, et se montrent même dans les cornes de l'utérus, qui ne représentent autre chose que le renflement terminal des oviductes (4). Si l'on attribue à ces glandes monocellulaires la fonction de sécréter le liquide destiné à former les enveloppes de l'œuf, il faut admettre que ces enveloppes se forment déjà dans les cornes de l'uté-

(1) *Zur Morphologie der Gordiiden* (*Zeitsch. f. wissensch. Zool.*, Bd. XLIII, p. 416-417; taf. XV, fig. 29). — *Studien über Gordiiden* (*Zeitsch. f. wissensch. Zool.*, Bd. XLVI, p. 210-211).

(2) *Ricerche intorno alla Anatomia ed Istologia dei Gordii*, p. 48, tav. II, fig. 19.

(3) *Ueb. d. Entwicklungsgeschichte u. d. Anatomie v. Gordius tolosanus Duj.*, p. 260, taf. XV, fig. 18-19.

(4) Il m'est impossible de reconnaître, comme le désire Vejdovsky, que c'est son travail qui a attiré mon attention sur les cornes de l'utérus. Ces parties n'avaient pas échappé à mon observation. Je les ai figurées en 1881, dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation des Gordiens*, pl. V, fig. 12.

rus; ce qui rendrait absolument impossible la fécondation de l'œuf par les spermatozoïdes. Il est d'ailleurs facile de s'assurer par l'observation que les œufs que l'on trouve dans l'utérus ne sont pas encore revêtus de leur chorion. Il est donc bien évident que l'interprétation de Vejdovsky et de Camerano n'est pas l'expression de la réalité. Ainsi que je l'ai dit en 1887, dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens*, l'utérus est uniquement une poche ou chambre de fécondation. Les lamelles rayonnantes servent d'abri aux spermatozoïdes, qui se logent entre leurs replis; et je pense que le liquide sécrété par les glandes monocellulaires qui revêtent ces lamelles joue le rôle d'une prostate. Ce liquide doit servir à délayer le sperme et à développer l'activité des spermatozoïdes. Les ovules en cheminant dans l'étroit canal formé par l'extrémité des lamelles rayonnantes se trouvent en contact avec les spermatozoïdes et sont fécondés.

Le vestibule (cloaque de Grenacher, de Vejdovsky, de Camerano et de Linstow) est aussi parfaitement caractérisé, soit par sa structure, soit par sa fonction. Cette partie du cloaque est évidemment formée par un refoulement des téguments. La cavité du vestibule est, en effet, revêtue des deux formations cuticulaires qui constituent les téguments. Quant aux cellules hypodermiques, elles sont représentées par des glandes monocellulaires. Les tubes excréteurs de ces glandes monocellulaires traversent la cuticule fibreuse et viennent s'ouvrir par un pore situé à l'extrémité d'une papille formée par la cuticule embryonnaire. Ces glandes monocellulaires sécrètent le liquide qui, en se coagulant, constitue les enveloppes propres de l'œuf (chorion) et sert ensuite à agglutiner les œufs pour former le cordon ovigère (nidamentum). D'après Vejdvosky, la partie du cloaque que je désigne sous le nom de vestibule sert uniquement à l'émission des œufs; et il se borne à nier purement et simplement tous les détails de structure que j'ai fait connaître. Il prétend « dass von der drüsigen Beschaffenheit dieses Epithels keine Rede sein kann, somit auch nicht von den Poren, etc. » Pour

Camerano, il y aurait lieu de distinguer entre les espèces. Chez les espèces qui n'ont qu'un vestibule plus ou moins court, il ne se produirait, d'après Camerano, aucune sécrétion destinée à former le cordonovigère. Tel serait le cas des *G. tolosanus*, *violaceus, Preslii*, *Rosæ*, *Villoti*. Quant au *Gordius gratianopolensis*, pour lequel une pareille négation ne saurait être émise, Camerano pense que son vestibule, que j'ai décrit le premier, n'est point l'homologue du vestibule des espèces précitées. « A mio avviso, — dit le zoologiste de Turin — mentre mi pare poco conveniente di dare il nome di *vestibolo* all tratto a cui lo dá il Villot nel *G. tolosanus* e nell altre specie per le ragioni che già sopra esposi mi pare conveniente dí conservare questo nome al tubo o meglio all'imbuto, che nel *G. tricuspidatus* femmina tien dietro all'apertura cloacale o ano-genitale. Nel femmine del *G. tolosanus,* del *G. affinis*, del *G. pustulosus* ed in altre specie affini l'apertura ano-genitale è collocata in un solco più o meno profundo : se noi immaginiamo che le pareti laterali e dorsali del solco si allunghino, verremo facilmente ad avere un tubo o un imbuto simile a quello che si trova nelle femmine del *G. tricuspidatus.* Questo tubo, od imbuto, merita veramente il nome di *vestibolo* cloacale. Il solco posteriore delle femmine delle specie di *Gordius* ora menzionate sarebbe questo vestibolo allo stato rudimentale. » Je crois que Camerano est, sur ce point, complètement dans l'erreur; et il ne me paraît pas difficile de réfuter son argument. Je dois d'abord faire remarquer qu'il existe un nidamentum chez toutes les espèces de *Gordius*, et que chez le *G. gratianopolensis* aucune sécrétion particulière ne contribue à la formation du cordon ovigère. Le nidamentum de toutes les espèces de Gordiens est constitué par une sorte de réseau chitineux, dans les mailles duquel les œufs, revêtus de leurs enveloppes propres (chorion), se trouvent emprisonnés. La forme, la couleur et la consistance du nidamentum varient avec les espèces; mais la structure et le mode de formation sont toujours les mêmes. D'autre part l'homologie que Ca-

merano essaye d'établir entre le vestibule du *G. gratianopolensis* et les lobes rudimentaires des femelles à extrémité postérieure bicuspidée (groupe des Diakides de Diesing) n'est point fondée. Les lobes rudimentaires des espèces en question correspondent aux trois grands lobes du *G. gratianopolensis*, et à rien autre chose. L'orifice ano-génital du *G. gratianopolensis* se trouve situé, comme d'ordinaire, au point où les trois lobes se réunissent pour former un anneau complet. C'est en effet là que se trouve le ganglion caudal, dont les connexions sont constantes et dont les deux branches entourent toujours l'orifice ano-génital. Ce que Camerano a pris pour cet orifice chez le *G. gratianopolensis* représente, en réalité, le rétrécissement qu'on observe chez toutes les espèces entre l'utérus et le vestibule. Le grand développement que présente le vestibule du *G. gratianopolensis* est accompagné d'une réduction proportionnelle de l'utérus, ainsi que cela a toujours lieu. Il existe d'ailleurs des intermédiaires entre les espèces à vestibule très développé et les espèces à vestibule très réduit. L'étude du vestibule du *G. aquaticus* est particulièrement instructive à cet égard.

Contrairement aux assertions de Vejdovsky, le cloaque de la femelle n'est pourvu d'aucun muscle spécial. Mais le parenchyme qui entoure l'utérus et le vestibule se présente avec des caractères tout particuliers que j'ai décrits et figurés en 1881, dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (1). Une substance fondamentale, d'apparence cartilagineuse, se condense entre les cellules du parenchyme, qui se trouvent de la sorte emprisonnées dans des capsules rigides dont le diamètre se rétrécit de plus en plus. Au voisinage de la paroi de l'utérus et du vestibule la substance fondamentale prend une structure fibrillaire, et les cellules primitives ne sont plus représentées que par des noyaux allongés, très aplatis. C'est ce que Vejdovsky a décrit et figuré comme couche musculaire. Ces

(1) *Ann. des sc. nat., zool.*, 6e série, t. XI, p. 41-42, pl. V, fig. 12-14, 17-18.

fibrilles élastiques constituent autour de l'orifice ano-génital une sorte de sphincter, qui a probablement pour fonction de régulariser l'émission du cordon ovigère et de prévenir les déchirures qu'une distension excessive pourrait occasionner.

Les oviductes et les tubes ovariens ne représentent autre chose que le prolongement des cornes de l'utérus. Leur structure est, à l'origine, absolument la même; et il n'y a, à ce point de vue, aucune délimitation à établir entre ces parties. Les oviductes ne diffèrent des tubes ovariens que par leur fonction, leur calibre plus petit et leur direction, qui est perpendiculaire à l'axe longitudinal du ver. Les oviductes se dirigent transversalement de la région dorsale vers la région ventrale où se trouvent placées les cornes de l'utérus. Les tubes ovariens sont situés dans la région dorsale, et s'étendent dans toute la longueur du corps du ver. Ils se terminent, à peu de distance de l'extrémité antérieure, en cæcum effilé. Chaque tube ovarien a sa paroi propre, dans laquelle on distingue : 1° une couche externe, très mince, de nature cuticulaire; 2° une couche interne, beaucoup plus épaisse, formée de cellules épithéliales. Vejdovsky, dans ses *Studien über Gordiiden* (1), a reconnu que les tubes ovariens ont une paroi propre; mais il ne considère ces organes que comme de simples réceptacles des œufs (Eibehälter). Pour Grenacher et Camerano, ce sont des oviductes. Linstow, dans son récent travail, leur a donné le nom de « Eiersäcke », et leur fait jouer un rôle analogue. Ce sont en réalité les véritables ovaires, ainsi que je l'ai établi dans ma *Note sur l'ovogenèse des Gordiens* (2). Ce qui avait fait jusqu'alors méconnaître leur véritable nature, c'est que les ovules ne se développent pas dans la cavité du tube ovarien, mais bien dans des diverticulums latéraux, auxquels j'ai donné le nom de grappes ovigères. Comme le prouvent leur structure et leur mode de développement, ces grappes ovigè-

(1) *Zeits. f. wissensch. Zool.*, Bd. XLVI, p. 205, taf. XVIII, fig. 7.
(2) *C. R. Acad. des sc.*, séance du 2 septembre 1889.

res se rattachent intimement au tube ovarien et en font intégralement partie. Elles se forment par bourgeonnement exogène de la paroi du tube ovarien. Elles sont avec le tube ovarien en parfaite continuité de tissus ; et leur cavité propre n'est que le prolongement de la sienne. La paroi de la grappe ovigère correspond à la cuticule du tube ovarien; et les ovules qu'elle contient ne sont autre chose que des cellules épithéliales, isolées et modifiées. Je ne puis donc, en aucune façon, partager sur ce point l'opinion de Vejdovsky, qui veut réserver le nom d'*ovaires* aux grappes ovigères. Celles-ci ne représentent en réalité que des dilatations du tube ovarien dans lesquelles se forment et se développent les œufs. L'ovogenèse est très précoce chez les Gordiens. A la fin du développement larvaire, les grappes ovigères sont déjà remplies d'ovules. Ces grappes ovigères, de plus en plus distendues par les ovules qu'elles contiennent, refoulent devant elles le parenchyme, la couche musculaire, l'hypoderme et les téguments, encore peu résistants, et viennent faire hernie à la surface du corps de la larve.

Le réceptacle séminal, découvert par von Siebold, méconnu par Meissner, retrouvé par Grenacher et décrit depuis par Vejdovsky (1), par moi et par Camerano, est un organe homologue aux oviductes et aux tubes ovariens. Il se forme, en effet, de la même manière, c'est-à-dire par refoulement de la paroi du fond de l'utérus. Sa paroi propre est aussi constituée par une cuticule externe et une couche interne de cellules épithéliales. Mais les cellules de la couche interne ne tardent pas à subir d'importantes modifications. Les limites des cellules disparaissent, et il ne reste plus qu'un protoplasme granuleux, dans lequel se trouvent irrégulièrement distribués de gros noyaux vésiculeux. La structure histolo-

(1) La description que Vejdovsky a donnée du réceptacle séminal dans son premier travail est tout à fait inexacte. J'ai relevé en 1887, dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens*, les erreurs commises sur ce point par le naturaliste de Prague. Mais cela n'a pas empêché Vejdovsky de dire en 1888, dans son second travail, que je m'étais borné en 1887 à reproduire sa description de 1886.

gique décrite et figurée par Camerano (1) se rapporte au *G. tolosanus*, dont le réceptacle séminal reste à son premier stade de développement. Ma description donnée en 1887, dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens* (2), est faite, au contraire, d'après le réceptacle séminal du *G. aquaticus*, dont les éléments cellulaires sont toujours très modifiés. Les deux descriptions sont d'ailleurs parfaitement exactes et se complètent l'une l'autre. Grâce à son enveloppe cuticulaire, la paroi du réceptacle séminal est très élastique. Aussi est-elle notablement plissée tant que l'organe reste vide ; mais lorsque celui-ci vient à se remplir de sperme, ses plis disparaissent. Sa forme est alors celle d'un sac ou mieux d'une bouteille, dont le goulot se trouve tourné vers l'utérus. La paroi du rétrécissement auquel j'ai donné le nom de *col du réceptacle* reste toujours plissée.

Les auteurs ne sont point d'accord au sujet des homologies de l'appareil mâle et de l'appareil femelle. J'ai montré en 1887, dans mon *Mémoire sur l'anatomie des Gordiens* (3), que l'utérus et le vestibule représentent par leur ensemble le cloaque de la femelle, c'est-à-dire un organe homologue à l'organe désigné sous ce nom chez le mâle. J'ai appuyé cette détermination sur ce fait que, chez la femelle, les oviductes et l'intestin viennent s'ouvrir dans l'utérus, absolument comme les canaux déférents et l'intestin dans le cloaque du mâle. Si l'intestin de la femelle ne s'ouvre pas au fond du cloaque, comme chez le mâle, mais seulement dans la partie postérieure de l'utérus, cela tient uniquement, ainsi que je l'ai dit, au développement spécial que prend l'utérus pour se mettre en rapport avec le réceptacle séminal. Tel n'est point l'avis de Vejdovsky (4). Le professeur de l'Université de Prague apprécie ma manière de voir dans les termes suivants : « Villot wiederholt noch seine Ansicht, dass das von

(1) *Ricerche intorno alla Anatomia ed Istologia dei Gordii*, p. 47, tav. V, fig. 11.
(2) *Ann. des sc. nat., zool.*, 7e série, t. II, p. 203-204.
(3) P. 204-207.
(4) *Studien über Gordiiden* (*Zeitsch. f. wissensch. Zool.*, Bd. XLVI, p. 210).

mir als Atrium bezeichnete Organ eine weibliche Kloake vorstellt, in welcher er zwei Bestandtheile : « Uterus » und « Vestibulum » unterscheidet. Es ist ihm offenbar unklar geblieben, dass das Atrio-Receptaculum aus dem Enddarme nur durch Ausstülpung in die Leibeshöhle entstehen und der Rest des Enddarmes sich zur Kloake gestalten konnte. » Camerano (1) s'exprime à ce sujet d'une manière analogue : « A mio avviso, l'*atrium* di Vejdovsky (l'utérus di Villot », è da considerarsi come una dilatazione a mo' di diverticolo laterale dell' ultimo tratto del canal digerente; dilatazione che accoglie le aperture degli ovidotti e quella del receptaculum seminis. »

La manière dont Vejdovsky et Camerano expliquent la formation de l'utérus est absolument inadmissible ; et il suffit pour en démontrer l'impossibilité de rappeler que l'intestin s'ouvre dans l'utérus, et non point dans le vestibule, comme le supposent Vejdovsky et Camerano. Linstow confirme ma manière de voir en ces termes : « Nach Camerano soll das Diverticolo cloacale eine Erweiterung des Darms sein, in den die Ausgänge der Geschlechtsorgane eintreten, was sich aber umgekehrt verhält, denn der Darm tritt in das hinterste Ende des Uterus. » Les canaux déférents et les oviductes, tels que je les ai délimités, sont évidemment homologues. Mais, pour les ovaires et les testicules, il se présente une difficulté. Si l'on admet, avec Vejdovsky et Camerano, que les grappes ovigères représentent à elles seules les ovaires, il faut les considérer comme les homologues des tubes testiculaires. Il reste alors les tubes ovariens (Eibehälter de Vejdovsky, Oviductes de Grenacher et de Camerano), dont on ne peut plus trouver les homologues chez le mâle, et qui deviennent, par conséquent, des organes propres à la femelle. Mais c'est là une conclusion à laquelle on ne peut s'arrêter. Les tubes ovariens (Eibehälter de Vejdovsky, Oviductes de Grenacher et de Camerano), par leur situation dorsale et leurs rapports

(1) *Ricerche intorno alla Anatomia ed Istologia dei Gordii*, p. 42.

avec les véritables oviductes, correspondent évidemment aux tubes testiculaires; et il suffit, pour compléter le parallèle, d'assimiler les grappes ovigères aux grappes spermatogènes. L'appareil mâle et l'appareil femelle sont, en somme, modelés sur le même plan et constitués par un même nombre de parties. Toute la différence consiste dans le mode de formation des diverticulums des tubes testiculaires et des tubes ovariens. Ceux des tubes testiculaires (grappes spermatogènes) se forment par bourgeonnement endogène; ceux des tubes ovariens (grappes ovigères) se forment par bourgeonnement exogène. Cette différence est due très probablement au volume bien différent des produits mâles et des produits femelles. Les grappes ovigères, en se développant à l'intérieur des tubes ovariens, les auraient complètement obstrués; et les ovules, parvenus à maturité, se seraient trouvés dans l'impossibilité d'arriver aux oviductes et d'être évacués.

Le développement des organes génitaux nécessite de notables modifications dans le parenchyme. Les tubes testiculaires, les tubes ovariens et le réceptacle séminal pénètrent peu à peu dans le parenchyme et viennent se loger dans des cavités creusées à leur usage. Ces cavités, qui se développent en même temps que les organes génitaux, se forment, comme toutes les autres cavités du parenchyme, par modification et destruction des cellules mésodermiques. C'est le processus ordinaire de la dégénérescence granulo-graisseuse. Ces cavités de régression du parenchyme, destinées à loger les tubes testiculaires, les tubes ovariens et le réceptacle séminal, sont au nombre de deux chez le mâle et de cinq chez la femelle. Il existe en effet chez la femelle, en outre des deux cavités dorsales destinées aux tubes ovariens, deux grandes cavités latérales (1), qui contiennent les grappes ovigères, et une cavité ventrale affectée au réceptacle séminal. Vejdovsky et Camerano donnent aux parties du parenchyme qui séparent

(1) Les cavités latérales communiquent avec les cavités dorsales par des lacunes transversales, découvertes par Grenacher. Ces lacunes transversales logent les pédicules des grappes ovigères.

les tubes testiculaires, les tubes ovariens et le réceptacle séminal, le nom de *mésentères;* mais c'est là une dénomination impropre, dont l'inexactitude est démontrée par l'étude du développement. Il ne s'agit point du cloisonnement d'une cavité générale préexistante, mais bien de cavités indépendantes, creusées ultérieurement dans la masse compacte, préexistante, des cellules du parenchyme. Ces soi-disant « mésentères » ne représentent autre chose que la partie du parenchyme, que la régression n'a pas fait disparaître. Ils persistent chez le mâle pendant toute la vie, mais disparaissent chez la femelle dans les derniers temps de son existence, ainsi que nous le montrerons plus loin. Les parois des cavités du parenchyme que nous venons de décrire sont formées de cellules embryonnaires, et ont été prises pendant longtemps pour les parois mêmes des organes qu'elles abritent (1). Les *Eierstochsläuche* de Meissner, les *Eiersäcke* de Vejdovsky et les *Ovaie* de Camerano représentent les cavités latérales du parenchyme, qui logent les grappes ovigères. Les *Hoden* de Meissner, les *Samensäche* de Vejdovsky et les *Testicoli* de Camerano ne sont point les véritables tubes testiculaires, mais bien de simples cavités du parenchyme, homologues à celles dont nous venons de parler. On a aussi ignoré jusqu'à ces derniers temps que les oviductes de Grenacher et de Camerano, les *Eibehälter* de Vejdovsky, nos tubes ovariens, ont des parois propres. Vejdovsky croyait encore en 1886 que la paroi du réceptacle séminal est formée par le parenchyme.

L'intestin conserve chez la larve son diamètre normal et ne donne encore aucun signe d'atrophie. Il est immédiatement entouré par le parenchyme et présente une large cavité centrale. La cavité péri-intestinale dont nous parlerons en décrivant l'état adulte fait complètement défaut à la larve.

La description que je viens de donner de l'état larvaire des Gordiens prouve qu'il n'existe dans le développement

(1) C'est une erreur que j'ai moi-même commise dans toutes mes publications antérieures à ma Note du 2 septembre 1889.

de ces vers rien que l'on puisse assimiler au processus de la génération alternante. C'est maintenant un fait bien acquis. Leur développement s'effectue par une véritable *métamorphose*, qui n'est pas sans analogie avec celle des Mermis et des Échinorhynques. Les ressemblances, toutefois, n'excluent pas les différences. Les Gordiens sont des vers dont l'organisation primitive n'a pas été aussi profondément modifiée par le parasitisme. Leur larve possède un appareil digestif complet. Mais la particularité la plus remarquable que présente la larve des Gordiens consiste dans le développement très précoce des organes génitaux. Ceux-ci ont déjà pris chez elle une importance qu'on n'est pas habitué de rencontrer dans un Helminthe à l'état larvaire.

§ 3. — **État adulte.**

Synonymie. — Jeunes et adultes, Villot, 1874. — Das geschlechtsreife Thier, Leuckart, 1879. — Deuxième forme larvaire et état adulte, Villot, 1881. — Adultes, jeunes et vieux, Villot, 1886. — Giovani ed adulti, Camerano, 1887. — Larve und das geschlechtsreife Thier, Linstow, 1889.

L'état adulte des Gordiens est essentiellement caractérisé par la maturité des produits de la génération (ovules et spermatozoïdes). On ne trouve plus, chez les mâles, de grappes spermatogènes, mais seulement des spermatozoïdes, qui s'accumulent dans les parties moyennes et postérieures des tubes testiculaires. Les ovules passent de la cavité des grappes ovigères dans celle des tubes ovariens. Ce passage est la conséquence toute naturelle de leur développement, de l'accroissement de leur volume, de leur pression réciproque et de l'élasticité de la paroi des grappes ovigères. Celles-ci se resserrent à mesure qu'elles se débarrassent de leur contenu, et laissent entre elles et le parenchyme, qui les entourait primitivement, un vide de plus en plus grand. Il s'en faut d'ailleurs de beaucoup que tous les ovules contenus dans chaque grappe ovigère puissent passer dans la cavité des tubes ovariens. Il n'y a, en réalité, que les ovules situés à la base de la grappe qui effectuent ce passage et

qui soient utilisés pour la reproduction. Les ovules situés à l'extrémité distale sont trop fortement *étranglés* par la paroi de la grappe pour pouvoir se déplacer. Ils ne peuvent que se détacher de leur pédoncule ; et lorsque celui-ci vient à se rompre, ils tombent dans la cavité de régression des grappes ovigères. Ces deux cavités latérales n'ayant aucunorifice qui les mette en rapport avec les oviductes, les ovules détachés de l'extrémité distale des grappes ovigères ne peuvent être ni fécondés, ni évacués. Ils restent dans les deux cavités de régression des grappes ovigères, qu'ils obstruent même quelquefois presque entièrement. Ce sont ces ovules, devenus libres, mais encore entourés de la paroi de la grappe ovigère, que Meissner a décrits en 1856. Ce qu'il a pris pour une membrane vitelline n'est autre chose que la paroi de la grappe ovigère, et le soi-disant micropyle correspond à la déchirure de cette même membrane. Vejdovsky, dans ses *Studien über Gordiiden* (1), a décrit et figuré les divers stades de régression des grappes ovigères; mais il n'a pas su interpréter les phénomènes qu'il a observés. Les grappes ovigères en train de se vider sont pour lui des ovaires en voie de formation ; et il considère leur cavité de régression comme une véritable cavité du corps (Leibeshöhle, Cœlom). Cette cavité primitive se comble, d'après lui, au fur et à mesure que les ovaires se développent. Il pense que les ovules ne séjournent pas dans les grappes ovigères (ovaires de Vejdovsky), mais passent directement, dès qu'ils sont formés, dans les tubes ovariens (Eibehälter de Vejdovsky). Cela suffit pour nous montrer que le naturaliste de Prague a pris les choses tout à rebours.

A ces caractères physiologiques, d'une observation plus ou moins difficile, viennent se joindre des caractères morphologiques, qui permettent toujours de reconnaître si un *Gordius* est adulte ou non.

Les plus apparents de ces caractères morphologiques sont

(1) *Zeitsch. f. wissensch., Zool.*, XLVI Bd., 2 Heft, p. 200-205, taf. XVIII, fig. 6-10.

fournis par les formations cuticulaires. Les téguments, qui étaient restés chez la larve à l'état embryonnaire, ne se développent que chez les individus déjà parvenus à l'état adulte. Une nouvelle cuticule se forme, sous la cuticule embryonnaire, aux dépens des cellules du feuillet ectodermique (1). Cette deuxième cuticule, qui est beaucoup plus épaisse que la première, se présente d'abord comme celle-ci sous la forme d'une masse homogène; mais cette substance amorphe ne tarde pas à se différencier en fibres élastiques (2), qui s'entre-croisent et se superposent, de manière à former un certain nombre de plans, diversement orientés et traversés par les terminaisons des nerfs périphériques. La cuticule embryonnaire, qui reste toujours à l'état anhiste, subit en même temps les modifications qui lui sont propres. Elle se soulève sur certains points, et les parties ainsi soulevées forment, en se développant, les aréoles et les diverses sortes de prolongements désignés sous le nom de poils ou de papilles. Ces prolongements reçoivent dans leur intérieur les terminaisons nerveuses et se transforment ainsi en de véritables organes du tact (3). Toutes ces papilles n'apparaissent point simultanément, mais se développent

(1) Les observations que j'ai pu faire sur le mode de développement des formations cuticulaires confirment pleinement la manière de voir de Leydig. Les deux cuticules des Gordiens appartiennent au groupe des *tissus de la substance conjonctive*, et n'ont aucun rapport avec le tissu épidermique auquel on les a comparées dans ces derniers temps.

(2) J'ai reconnu, dès 1874, la nature histologique de ces fibres; et Camerano, après avoir appliqué à leur étude toutes les ressources de la technique moderne, n'a fait que confirmer mes conclusions.

(3) Certaines papilles se distinguent des autres par leur forme, leurs dimensions et leur réfringence. Ces papilles sont plus longues et affectent la forme de filaments ou de tubes à parois très minces. Vues de face, ces papilles prennent l'aspect de simples pores cuticulaires, et ont souvent été prises pour de véritables orifices en rapport avec les canalicules de la cuticule fibreuse. Elles contiennent d'ailleurs, comme les autres papilles, un tube nerveux provenant du réseau périphérique. L'eau paraît pénétrer dans ces tubes nerveux avec la plus grande facilité et les dilate beaucoup, de sorte que l'on croirait, dans certains cas, avoir sous les yeux un véritable appareil aquifère. Je ne sais si cette pénétration de l'eau dans les terminaisons nerveuses des Gordiens est normale ou pathologique. Mais il n'y aurait rien d'impossible à ce que ces papilles spéciales, qui sont chez certaines espèces très régulièrement distribuées, fussent des organes des sens d'une nature

les unes après les autres et deviennent de plus en plus nombreuses à mesure que le ver avance en âge. Chez les espèces à cuticule aréolée, ces papilles sont disposées en bordure autour des aréoles, dont les formes se trouvent ainsi déterminées d'une manière très régulière. Les papilles cuticulaires prennent un développement particulier dans le voisinage de l'orifice ano-génital et constituent des appareils spéciaux, qui jouent dans l'accouplement le rôle d'organes excitateurs (brosses copulatrices, etc.).

La chitinisation progressive des deux cuticules détermine chez les individus adultes des changements de coloration, de consistance, de forme et de structure. Les téguments passent successivement du blanc pur au blanc jaunâtre, au fauve, au brun et même au noir plus ou moins intense. La dureté et la résistance aux agents chimiques augmente aussi au fur et à mesure des progrès de la chitinisation. Chez les espèces à cuticule lisse, la cuticule embryonnaire se boursouffle, et il se produit entre elle et la deuxième cuticule des vides qui peuvent donner lieu à diverses illusions d'optique et qui ont été prises à tort pour de véritables aréoles (*G. aquaticus*, *G. gratianopolensis, G. Feæ*). Chez les espèces à cuticule aréolée, les dimensions des aréoles s'accroissent avec le degré de chitinisation de la cuticule embryonnaire. Les aréoles sont d'abord parfaitement arrondies; mais, à mesure qu'elles se développent, elles tendent à prendre une forme polyédrique, en raison de leur compression réciproque. La forme elliptique n'est qu'une altération de la forme arrondie. On ne l'observe que chez les cuticules faiblement chitinisées; et elle provient simplement d'un *étirement* de la cuticule. La largeur des espaces clairs, inter-aréolaires, est toujours en raison inverse de celle des aréoles; et elles dépendent, l'une comme l'autre, de l'état de développement de la cuticule (1). La deuxième cuticule, souvent

particulière, qui auraient pour fonction d'apprécier les qualités de l'eau dans laquelle vivent les individus adultes.

(1) La largeur des espaces inter-aréolaires *paraît* plus ou moins grande,

désignée sous les noms de cuticule fibreuse (Faserschicht, faserige Cuticula, Strato fibrillare), se modifie aussi sous l'influence de la chitinisation. Les fibres élastiques qui la constituent, se resserrent et déterminent le plissement de l'ensemble des téguments. Les plis se présentent sous la forme d'ondulations, qui se coupent obliquement comme les fibres elles-mêmes qui les occasionnent. Il en résulte une sorte d'aréolation irrégulière, qu'il ne faut point confondre avec les véritables aréoles, dont nous avons expliqué plus haut le mode de formation. Enfin, il n'est pas jusqu'à la forme générale du corps qui ne soit elle-même modifiée par la chitinisation des téguments. Celle-ci, ne s'effectuant pas en même temps sur toute la surface du corps, produit, sur la zone limite des parties déjà chitinisées, des dépressions dues à la différence de consistance. L'extrémité antérieure paraît ainsi plus ou moins effilée, plus ou moins renflée. L'extrémité postérieure des femelles peut être aussi plus ou moins effilée, plus ou moins renflée, plus ou moins profondément divisée par un sillon médian. Les deux lobes de l'extrémité postérieure des mâles sont plus courts chez les jeunes que chez les vieux, et présentent chez les premiers une échancrure bien marquée sur leur bord interne. En somme, on ne peut considérer comme entièrement développés et définitivement fixés dans leurs formes que les individus adultes dont la cuticule est entièrement chitinisée.

Ce *développement postlarvaire* et le *polymorphisme* (1) qui en résulte chez les adultes sont évidemment de la plus grande importance pour la détermination des espèces. Il est essentiel de ne pas prendre pour des caractères spéci-

selon que l'on met au point le sommet ou la base des aréoles. Les différences de ce genre tiennent uniquement aux conditions de l'observation.

(1) Les différences de taille, souvent très considérables, qu'on observe entre les divers individus d'une même espèce de *Gordiens* sont en rapport avec la taille de l'hôte qui a hébergé la larve parasite. La taille du ver adulte peut aussi, croyons-nous, varier pour un même hôte, selon que celui-ci héberge une seule ou plusieurs larves.

fiques de simples différences d'âge. Il ne suffit donc pas, pour s'assurer de la valeur réelle d'un caractère, d'avoir constaté que ce caractère appartient à un individu bien adulte, c'est-à-dire apte à se reproduire ou déjà accouplé, il faut encore avoir reconnu que cet adulte est entièrement développé, c'est-à-dire pourvu d'une cuticule entièrement chitinisée. Il faut avoir soin : 1° de n'opposer les uns aux autres que des individus de même sexe et de même âge, c'est-à-dire ayant leur cuticule au même degré de chitinisation; 2° de subordonner entre elles les diverses phases de la chitinisation de la cuticule des individus appartenant à la même espèce. Il est d'ailleurs facile de reconnaître le degré de chitinisation de la cuticule à la teinte plus ou moins claire, plus ou moins foncée des téguments (1).

L'atrophie de l'appareil digestif chez les Gordiens adultes, c'est-à-dire au moment même où ces vers vont redevenir libres, « paraît paradoxale, car ordinairement nous voyons le développement du tube intestinal pendant la vie libre, et sa rétrogradation pendant la vie parasite » (Gegenbaur). La cause de cette interversion est cependant fort simple. L'atrophie de l'appareil digestif des Gordiens est la conséquence nécessaire du développement de leurs

(1) Ces règles taxonomiques, que j'ai énoncées pour la première fois en 1886, dans ma *Revision des Gordiens*, et sur lesquelles je suis revenu à plusieurs reprises, n'ont pas reçu tout d'abord l'accueil qu'elles méritaient.

Camerano dans ses *Osservazioni sui caratteri diagnostici dei Gordius*, publiées en 1887, disait : « Io credo che quando un *Gordius* ha le uova o gli spermatozoi completamente maturi e pronti ad essere emessi; e sopratutto poi quando è già avvenuto l'accopiamento (il che si riconosce nelle femine esaminando il *receptaculum seminis*), esso debba venir considerato come interamente adulto e che quindi i caratteri che egli presenta debbano avere importanza di carattere specifici. » Vejdovsky, dans ses *Studien über Gordiiden*, est du même avis et dit encore, en 1888 : « dass ein Gordius mit gefülltem Receptaculum, mit Eibehältern und Samenleitern kein Entwicklungsstadium vorstellen kann. » Mais Camerano, dont il invoque le témoignage à l'appui de son assertion, a reconnu lui-même l'exactitude de ma manière de voir. Le naturaliste de Turin, dans ses *Ricerche sopra i Gordii d'Europa e descrizione di due nuove specie*, publiés en 1888, a adopté mes conclusions relativement au polymorphisme des Gordiens adultes. Il est aujourd'hui parfaitement démontré que les Gordiens peuvent se reproduire bien avant d'avoir atteint le terme de leur *développement morphologique*.

téguments. Ce qu'on avait considéré jusqu'à ces derniers temps comme l'orifice buccal des individus adultes ne représente autre chose, ainsi que je l'ai montré en 1886, que la cavité d'invagination du rostre de la larve. Cette cavité se montre encore après la formation de la cuticule fibreuse; mais, lorsque commence la chitinisation de cette cuticule, elle se remplit de matière chitineuse, qui en se durcissant l'oblitère complètement. La tache jaunâtre qui la représente alors finit elle-même par se confondre entièrement avec la teinte générale de la cuticule, de sorte qu'il ne reste plus trace de ce soi-disant orifice buccal. L'intestin ne pouvant plus recevoir aucun aliment du dehors, par suite de l'oblitération de la cavité d'invagination du rostre larvaire, cesse de fonctionner et s'atrophie. L'œsophage tombe en dégénérescence et finit par disparaître entièrement. L'intestin proprement dit se contracte et n'occupe plus qu'une partie de la cavité du parenchyme qu'il remplissait chez la larve.

L'appareil digestif, qui a cessé de remplir ses fonctions de nutrition, est suppléé par le parenchyme. Les éléments constitutifs du parenchyme des Gordiens adultes sont de deux sortes. Les uns, très modifiés, forment le tissu conjonctif ou cartilagineux qui sert d'enveloppe au cordon ventral et au cloaque des femelles. Ces parties du parenchyme jouent, par conséquent, le rôle d'organes de soutien et de protection. Quant aux autres éléments du parenchyme, ils restent à l'état de cellules embryonnaires. Ces cellules, qui absorbent, tant que dure l'état larvaire, une grande quantité de matières nutritives, constituent une réserve alimentaire, destinée à subvenir aux besoins du ver lorsque celui-ci ne peut plus recevoir d'aliments du dehors. Ces cellules embryonnaires entourent les ovaires et les testicules; et les matières nutritives qu'elles contiennent sont absorbées en grande partie par le développement des ovules et des spermatozoïdes (1). Lorsque les produits de la génération sont

(1) J'ai représenté dans ma *Monographie des Dragonneaux*, pl. IX, fig. 69-70,

arrivés à l'état de maturité, les cellules du parenchyme sont presque entièrement épuisées et vides pour la plupart. Elles entrent alors en dégénérescence. Des granulations graisseuses apparaissent dans leur intérieur. Les cellules en même temps se déforment et se tassent les unes contre les autres. Leurs parois finissent par être résorbées, et il ne reste plus à leur place qu'une matière jaunâtre, granuleuse, de nature graisseuse. Les cellules du parenchyme qui sont tout d'abord frappées de dégénérescence sont celles qui entourent l'intestin; et c'est ainsi que se forme la *cavité péri-intestinale* des Gordiens adultes. Cette cavité du parenchyme, signalée pour la première fois par Schneider (1) en 1866, fut décrite et figurée de nouveau par Vejdovsky (2) en 1886; mais ni Schneider ni Vejdovsky ne purent se rendre compte de son usage. Vejdovsky la considère comme un tube excréteur (Exkretionsröhre), et donne à la matière granuleuse qu'elle contient le nom de masse sécrétée (Sekretmasse). Linstow vient de la décrire sous le nom de cavité du corps (Leibeshöhle). J'ai fait connaître en 1889, dans une Note spéciale (3), la véritable signification histologique de cette cavité, son mode de formation et son usage. Je pense que la matière graisseuse qui provient de la dégénérescence du parenchyme et qui s'accumule dans la cavité péri-intestinale peut encore servir de nourriture aux individus adultes, vivant à l'état libre, pendant les derniers temps de leur existence.

La régression du parenchyme prend chez la femelle une extension beaucoup plus grande que chez le mâle. Indépendamment de la cavité péri-intestinale, dont je viens de

le contenu des cellules du parenchyme qui avoisinent les tubes ovariens et les tubes testiculaires. Seulement j'ai eu le tort de considérer ces cellules du parenchyme comme des ovules et des cellules spermatogènes en voie d'évolution. Vejdovsky a aussi observé ces éléments; il les décrit dans ses *Studien über Gordiiden*, p. 193; mais il ne se prononce point sur leur signification.

(1) *Monographie der Nematoden*, taf. XVI, fig. 10.

(2) *Zur Morphologie der Gordiiden* (*Zeitsch. f. wissensch., Zool.*, Bd. XLIII, p. 406).

(3) *C. R. de l'Acad. des sciences*, séance du 1er avril 1889.

parler, il se forme chez la femelle adulte une autre cavité de régression située sur la ligne médiane, au-dessus des tubes ovariens. Cette cavité dorsale (Rückenkanal), que Vejdovsky a comparée au vaisseau dorsal des Annelés (!), ne tarde pas à s'étendre aux dépens de la partie du parenchyme qui sépare les deux tubes ovariens, et finit par se fusionner avec les deux cavités de régression des grappes ovigères; de sorte qu'il ne reste plus, de la masse compacte du parenchyme primitif, que l'enveloppe du cordon ventral et une couche périphérique de cellules embryonnaires qui revêt intérieurement le muscle cylindrique (Epithelschicht de Vejdovsky). Il est difficile de constater cet état du parenchyme tant que les ovaires se trouvent distendus par la masse des ovules; mais la disparition de toute la partie centrale du parenchyme devient bien évidente après la ponte. Les deux tubes ovariens avec leurs grappes ovigères attenantes, vidées et flétries, n'adhèrent plus au parenchyme que par certains points de leur partie dorsale, qui correspondent à l'insertion des grappes ovigères. Tubes ovariens et grappes ovigères paraissent comme suspendus à la voûte d'une seule et unique cavité. La formation de cette large cavité centrale représente, ainsi que je l'ai montré dans ma Note du 2 septembre 1889, le dernier stade de la régression du parenchyme des Gordiens. Cette cavité de régression ne correspond nullement à la cavité primitive du corps de l'embryon (Blastocœle). Elle en diffère non seulement par son mode de formation, mais encore par ses connexions, puisqu'elle est circonscrite par le parenchyme et le muscle cylindrique, qui appartiennent tous deux au corps cellulaire mésodermique. La véritable cavité du corps (Blastocœle), qui s'oblitère chez la larve, par suite de la formation du mésoderme, se trouve au contraire circonscrite par l'ectoderme. Il n'existe chez les Gordiens adultes ni Cœlome, ni rien que l'on puisse assimiler aux mésentères des vers cœlomates.

La structure des téguments, l'atrophie de l'appareil

digestif et la régression du parenchyme, tels sont les caractères morphologiques de l'état adulte des Gordiens (1).

On pourrait croire, en lisant les auteurs, qu'il existe chez les Gordiens un rapport nécessaire entre l'état adulte et le retour à l'état libre. Linstow (2) prétend même que les organes génitaux ne se développent qu'après la cessation de la vie parasite. Nous avons vu qu'il en est tout autrement. Les organes génitaux se développent chez la larve parasite; et il s'en faut de beaucoup que le retour à l'état libre coïncide toujours avec la maturité des ovules et des spermatozoïdes. La vérité est que les Gordiens adultes peuvent être observés aussi bien à l'état parasite qu'à l'état libre, et qu'on s'expose à l'erreur lorsqu'on prend le genre de vie pour base de la distinction des larves et des adultes. Les exemplaires de *G. tolosanus* trouvés à l'état parasite et décrits par von Linstow sous le nom de « Larven » étaient parfaitement adultes, ainsi que le prouvent la structure de leurs téguments, l'atrophie de leur intestin et la régression de leur parenchyme. La coupe de leurs organes génitaux que Linstow a figurée (Taf. XV, fig. 16) a été faite sur la partie postérieure des tubes ovariens, c'est-à-dire dans la région où il n'existe point de grappes ovigères. Il n'est donc pas étonnant que Linstow n'ait point vu d'ovules; mais il a eu le tort de conclure que les ovules n'étaient pas encore développés. S'il avait étudié des coupes prises dans la partie antérieure des ovaires, il aurait trouvé les ovules et se serait aperçu de son erreur. Les figures 27, 28, 29, 30 et 31 de la Pl. XVI, qui sont faites d'après des coupes pratiquées sur une femelle reconnue par lui comme adulte, ne représentent point le développement des organes génitaux. Les coupes 27, 28 et 29, prises à des niveaux différents du corps, montrent les divers états des grappes ovigères, tels qu'on

(1) Linstow décrit et figure des ocelles chez le *G. tolosanus* adulte. Je n'ai pu les retrouver.

(2) *Ueber die Entwicklungsgeschichte und die Anatomie von Gordius tolosanus, Duj.* (*Archiv für mikrosk. Anat.*, Bd. XXXIV, 1889).

peut les observer chez la larve aussi bien que chez l'adulte. La coupe 30 montre le passage des ovules dans la cavité du tube ovarien, avant la ponte. La figure 31 représente la régression des grappes ovigères, après la ponte.

Le parasitisme des Gordiens adultes chez les Insectes (1) est un fait connu depuis longtemps et aujourd'hui hors de doute. Il est certain aussi que les Gordiens adultes trouvés à l'état parasite dans le corps des Insectes n'y sont point entrés après leur développement. On les trouve dans la cavité abdominale de leurs hôtes, enroulés autour des intestins, c'est-à-dire dans des conditions identiques à celles que nous avons signalées pour les larves ; et il est bien évident qu'ils se sont développés sans changer d'habitat. Les Insectes sont bien, comme je l'ai déjà dit, les hôtes normaux des *Gordius*. Mais si je partage maintenant en cela la manière de voir de von Linstow, je n'en reste pas moins en désaccord avec lui sur plusieurs points secondaires de la question.

J'ai toujours douté et je doute encore que tous les vers parasites des Insectes actuellement inscrits dans nos catalogues helminthologiques sous le nom de *Gordius* appartiennent réellement à ce genre. Il y a probablement parmi eux beaucoup de *Mermis*. Tel est aussi l'avis des juges les plus compétents. « Je crois, disait Dujardin (2), que beaucoup d'Helminthes filiformes, longs de 10 à 20 centimètres, indiqués comme ayant vécu dans le corps de diverses chenilles, dans des sauterelles, des forficules, des blaps, des carabes, etc., etc., pourraient bien être aussi le Mermis, que sa couleur de plus en plus noirâtre, suivant le degré de développement des œufs, a fait confondre avec le vrai Gordius, et qu'on a pu faire vivre pendant longtemps dans l'eau pure. » Siebold, dans une série de Mémoires publiés dans le *Stettin. entomologische Zeitung*, de 1832 à 1858, en-

(1) Je réunis sous le nom d'*Insectes*, pour en former une des classes du Règne animal, les Hexapodes ou Insectes proprement dits, les Arachnides et les Myriapodes.

(2) *Ann. des sc. nat.*, t. XVIII, p. 135, 1842.

treprit la revision de tous les vers filiformes trouvés à l'état parasite chez les Insectes. Il rapporta les uns au genre *Gordius*, d'autres au genre *Mermis;* mais, par suite de l'insuffisance des descriptions, il fut obligé d'en laisser un plus grand nombre sous le nom de Filaires, sans vouloir dire pour cela qu'ils appartinssent réellement au genre *Filaria*. Ces « Species inquirendæ », c'est-à-dire non déterminées, furent inscrites par Diesing dans son *Systema Helminthum* sous le nom générique de *Gordius*. Diesing ne justifie en aucune façon cette attribution; il dit même expressément, en parlant de ces soi-disant *Gordius* trouvés chez les Lépidoptères, qu'ils pourraient bien être des *Mermis :* « Gordios larvarum et imaginum longe plurimos Mermidis fortasse esse generis gravis mihi est suspicio. » Toutes ces espèces nominales de Gordiens, introduites dans la nomenclature par Diesing, ont été énumérées par von Linstow dans son *Compendium der Helminthologie* sous le couvert du nom de Siebold, dont l'autorité est ici invoquée bien à tort. Rien ne prouve, je le répète, que ce soient de véritables Gordiens; et comme ces soi-disant espèces sont absolument indéterminables, il vaudrait mieux, je crois, les rayer purement et simplement de nos Catalogues helminthologiques. Bien que les genres *Gordius* et *Mermis* soient de nos jours parfaitement caractérisés et délimités, de véritables *Mermis*, trouvés à l'état de parasite, sont encore souvent désignés sous le nom de *Gordius* par des Entomologistes, peu familiers avec la systématique des Helminthes. C'est ce dont j'ai pu me convaincre par les envois de plusieurs de mes correspondants.

Je ne puis, non plus, admettre avec Linstow qu'il existe un *hôte spécial* pour chaque espèce de *Gordius*. Nous sommes certainement bien loin de connaître les hôtes de toutes les espèces de Gordiens; mais l'étude des espèces dont nous connaissons les hôtes nous permet parfaitement d'affirmer, d'une manière générale, que les Gordiens n'ont pas d'hôtes spéciaux. On sait maintenant très positivement que le

G. aquaticus se développe aussi bien chez les Coléoptères que chez les Orthoptères et les Myriapodes. Il est également certain que le *G. tolosanus* n'est pas un ver parasite propre aux Coléoptères, puisqu'on l'a aussi trouvé dans la cavité abdominale d'une Araignée (*Drassus fuscus*). Il est par cela même impossible de soutenir que telle espèce d'Insecte est toujours et nécessairement l'hôte de telle espèce de *Gordius*. Les hôtes d'une même espèce de Gordiens peuvent appartenir non seulement à des espèces différentes, mais même à des genres, à des familles, à des ordres bien distincts et pris indifféremment dans l'une des trois sous-classes de la classe des Insectes.

Dans le lien naturel qui rattache le parasite à son hôte, on voyait autrefois une cause finale; on n'y voit plus aujourd'hui que des conditions d'existence et de développement. Ces conditions peuvent se trouver réalisées chez des animaux bien différents; et le parasite les utilise partout où il les rencontre, sans s'inquiéter du rang sérial, ou des affinités zoologiques de l'être qui les lui offre. Il n'en existe pas moins, dans certains cas, un rapport nécessaire entre les conditions d'existence de l'hôte et les conditions de développement et de reproduction du parasite. Lorsque celui-ci, pour se développer, a besoin de passer successivement dans deux hôtes différents, il est nécessaire qu'il y ait entre ces deux hôtes des rapports tels que le premier puisse et doive normalement devenir la proie du second. Si l'hôte intermédiaire est un herbivore, il faut que l'hôte définitif soit un carnassier. Ce dernier devant jouer ensuite le rôle d'agent disséminateur des œufs et des embryons du parasite, il est indispensable qu'il vive lui-même dans le même milieu que l'hôte intermédiaire. Mais tel n'est pas le cas des Gordiens. Ceux-ci n'ont point d'hôtes intermédiaires et ne se reproduisent pas dans le corps de l'animal qui leur fournit l'aliment nécessaire à leur développement; c'est pour cela qu'ils n'ont pas d'hôtes spéciaux.

Le retour à l'état libre n'a, chez les Gordiens, d'autre

but que de rendre possibles l'accouplement et la ponte, qui doivent s'effectuer dans l'eau. Cette deuxième et dernière migration est toujours, comme la première, une migration active. Encore faut-il, pour qu'elle ait lieu, qu'elle soit possible. Si l'hôte est un Insecte aquatique, la migration s'effectue tout naturellement et au gré du parasite ; mais si l'hôte est, comme cela arrive souvent, un Insecte terrestre, le parasite est obligé d'attendre une occasion favorable. J'ai énuméré en 1881, dans mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (1), les diverses circonstances, d'ordre purement physique, qui peuvent favoriser la mise en liberté des Gordiens adultes. Elles me paraissent très naturelles et suffisamment générales pour donner une explication rationnelle du phénomène. Mais leur réalisation est évidemment aléatoire. Elle peut être plus ou moins prématurée, plus ou moins tardive, eu égard au développement du ver parasite. Aussi les Gordiens adultes peuvent-ils se trouver dans l'eau et même s'y reproduire bien avant que leurs téguments soient entièrement développés. Il y a dans ce cas *Progenèse* ou, comme disent les naturalistes italiens, *Neotenia*. Cette particularité de l'histoire des *Gordius*, sur laquelle j'ai le premier attiré l'attention des observateurs, en 1886, dans ma *Revision des Gordiens*, ne peut être attribuée ni à un arrêt de développement, ni à l'influence du milieu. Elle est, chez ces vers, la conséquence du développement très précoce des organes génitaux, qui est évidemment héréditaire, et de circonstances accidentelles qui mettent fin au parasitisme avant le complet développement des téguments.

Des migrations passives peuvent survenir avant ou après la mise en liberté du parasite et interrompre le cours normal de son évolution. Il doit arriver souvent que des Gordiens adultes passent avec leurs hôtes dans le tube digestif des Vertébrés carnassiers. Les Poissons en général et par-

(1) *Annales des sc. nat.*, *Zool.*, 6e série, t. XI, art. n° 3, p. 17-18.

ticulièrement les Salmonides, qui font une grande consommation d'Insectes et viennent chercher à la surface de l'eau ceux qui y tombent accidentellement, contiennent fréquemment dans leur intestin des Gordiens adultes, dont la présence dans cet organe peut très bien s'expliquer ainsi. Le même désagrément peut arriver aussi à des Batraciens, des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères qui se nourrissent d'Insectes, et s'expliquer de la même manière. L'eau dans laquelle les Gordiens adultes vivent à l'état libre peut également amener ces vers dans l'intestin de certains Mammifères. Le gros bétail, qui s'abreuve aux sources, dans les mares ou dans les bassins de fontaines, est naturellement exposé à s'infester de la sorte. L'un des plus anciens noms donnés à notre *Gordius aquaticus* n'a pas d'autre origine. Aldrovande nous dit dans le septième livre de son Traité *De animalibus Insectis*, chapitre X : « Germanis nescio qua ratione appellatur, ein Wasser Kalb, id est vitulus aquaticus, nisi quod a vitulis per ætatem incautioribus nonunquam in aqua bibatur, magno etiam vitæ periculo. » L'homme lui-même n'est pas à l'abri de pareils accidents. C'est une croyance populaire, répandue sur tous les points du globe, que les Gordiens adultes, vulgairement connus sous les noms de Dragonneaux ou de Crins vivants, peuvent être les parasites de l'homme. Les anciens auteurs sont aussi unanimes sur ce point ; et des observations précises, faites dans ces derniers temps, ne laissent plus aucun doute à cet égard (1). Mais on n'a pas encore pu se mettre d'accord sur le point de savoir comment et sous quelle forme des *Gordius* peuvent s'introduire dans le corps de l'homme. Il semble au premier abord impossible d'admettre que l'homme puisse, involontairement et à son insu, avaler avec sa boisson un ver qui a pour le moins 10 à 12 centimètres de long sur

(1) Voir à ce sujet mes diverses publications sur les Gordiens, ainsi que les deux Notes suivantes, publiées en Italie : Fiori e Rosa, *Un caso di parassitismo di Gordius adulto nell' uomo* (*Comunicazione alla R. Accad. di Medicina*, 1881) ; Cerruti e Camerano, *Di un nuovo caso di parassitismo di Gordius adulto nell' uomo* (*Giornale della R. Accad. di Medicina*, 1888).

près d'un millimètre de large. Aussi avais-je supposé, dans mes précédentes publications, que les Gordiens trouvés à l'état adulte dans l'intestin de l'homme provenaient d'embryons avalés avec la boisson et ensuite développés dans l'organe même où ils s'étaient enkystés. Camerano, à qui mon explication avait paru très vraisemblable, avait cru pouvoir l'appliquer aux cas de ce genre récemment observés. Le naturaliste italien a en outre émis l'idée, beaucoup plus hardie, qu'un tel parasitisme peut être le résultat de l'usage de légumes crus et plus particulièrement de salades récoltées dans les prés et infestées d'embryons de *Gordius*. Camerano pense que ces mêmes embryons, qui doivent être abondants dans les réservoirs où viennent s'abreuver les bestiaux, mis au pâturage dans les régions alpestres, peuvent se développer aussi chez ces animaux; et il ne considère point cette supposition comme une hypothèse trop hasardée (1). Quoi qu'il en soit, il est bien évident que ce n'est là qu'une hypothèse, dont la réalité ne pourrait être démontrée que si l'on réussissait à trouver chez ces animaux et chez l'homme de véritables larves de *Gordius*, enkystées ou libres dans des cavités closes (2). Tant qu'on n'aura point fait cette découverte, il me paraît tout aussi vraisemblable et beaucoup plus rationnel de supposer que les Gordiens adultes trouvés dans l'intestin de l'homme y ont été introduits, *à l'état adulte*, avec la boisson. L'habitude qu'ont les enfants, et même de grandes personnes, de boire à pleine gorgée au robinet des fontaines, me paraît suffire pour expliquer comment ces personnes peuvent avaler et s'infester de Gordiens adultes sans s'en douter le moins du monde. Des Gordiens adultes peuvent-ils supporter sans

(1) *Ricerche intorno al Parassitismo ed al Polimorfismo dei Gordii*, p. 7-8, 1887.

(2) Le *Gordius aquaticus* est indiqué par Linstow (*Compendium der Helminthologie*) comme ayant été trouvé à l'état larvaire (*larva*) dans le crâne du *Cobitis fossilis* et du *Petromyzon fluviatilis*, ainsi que dans le canal vertébral de la Grenouille rousse (*Rana temporaria*). Je ne sais par qui ces observations ont été faites; mais je suppose qu'il s'agit d'embryons enkystés et non point de véritables larves.

périr la température élevée du corps d'un Mammifère ou d'un Oiseau? Nous n'avons sur ce sujet intéressant que les expériences, déjà anciennes, faites par Bacounin. Ce naturaliste prétend qu'une chaleur de 30 à 32 degrés suffit pour tuer les *Gordius*, et que dans une eau dont la température s'élève à 25 ou 26 degrés, ils perdent tout mouvement. J'ai remarqué, en effet, que ces vers tombent dans une espèce de torpeur dès que l'eau qui les baigne perd sa fraîcheur naturelle; mais je crois que, pour causer leur mort, il faudrait une chaleur bien supérieure à celle du corps humain. L'eau des ruisseaux et des mares peut, en été, s'échauffer beaucoup; et il ne paraît pas que cette élévation de la température ait pour résultat de faire périr les *Gordius* qui vivent dans ces eaux. Ces vers craignent beaucoup plus la sécheresse que la chaleur; car il suffit ordinairement d'une courte exposition à l'air (quelques minutes ou quelques secondes) pour causer leur mort. Les Gordiens sont, d'autre part, parfaitement protégés par leurs téguments chitineux contre l'action des sucs digestifs. Pour toutes ces raisons, je considère les Gordiens adultes comme parfaitement capables de vivre longtemps dans le tube digestif des Vertébrés. Je suis d'ailleurs persuadé qu'ils font tous leurs efforts pour en sortir, et qu'ils sont le plus souvent évacués soit par la bouche, soit par l'anus. Les nausées et les vomissements que provoque d'ordinaire leur présence dans l'estomac tiennent sans doute aux mouvements qu'ils exécutent pour reconquérir leur liberté (1). Je pense qu'il ne faut admettre les Gordiens dans la liste des parasites des Vertébrés qu'à titre exceptionnel et accidentel; mais je ne vois aucune raison pour en faire des *Pseudo-parasites*, comme le veut Linstow. Les Gordiens des Vertébrés méritent le nom de *Parasites* tout aussi bien que ces

(1) Ces mouvements ne sont guère possibles que lorsque l'estomac est à vide; et c'est ce qui explique l'intermittence des phénomènes pathologiques qu'ils occasionnent. Les vomissements qui amènent l'évacuation du ver parasite ne donnent ordinairement que d'abondantes mucosités sans trace de substances alimentaires.

nombreux Helminthes dont parle Van Beneden, qui passent avec leurs hôtes temporaires d'estomac en estomac jusqu'au moment où ils trouvent celui qui doit servir de berceau à leur progéniture. Le but à atteindre, pour les Gordiens, c'est le retour à la vie aquatique; et les migrations accidentelles dont nous venons de parler ne sont, pour ainsi dire, que de simples épisodes de leur évolution.

Bien que les conditions qui déterminent le retour à l'état libre soient indépendantes de la volonté du ver, dans la plupart des cas, et puissent, comme on vient de le voir, se compliquer de migrations accidentelles, les individus adultes de chaque espèce apparaissent chaque année dans les eaux de nos pays à une époque fixe. Le *G. violaceus* se montre dès la fin de mars; mais c'est en avril qu'on le trouve le plus communément, et il ne disparaît que vers la fin du mois de mai. Le *G. affinis* et le *G. pustulosus* apparaissent en avril. Le *G. tolosanus* et le *G. gratianopolensis* abondent en juin. Le *G. alpestris* n'est encore que peu développé au mois d'août. Le *G. aquaticus* est une espèce que l'on rencontre presque en toute saison; je l'ai recueilli de mars à novembre. Une femelle que j'avais capturée au commencement de novembre 1872, pondit en captivité des œufs qui se développèrent et me donnèrent des embryons que je pus conserver pendant tout l'hiver (1). Camerano (2) a fait en 1889 une observation analogue. Ce n'est point, comme le croit le naturaliste de Turin, un cas de reproduction précoce pour cette espèce. Le *G. aquaticus* se reproduit d'ordinaire au mois de septembre; mais des individus adultes, mis tardivement en liberté pendant l'automne, peuvent s'accoupler beaucoup plus tard, c'est-à-dire en hiver ou au printemps suivant. Le *G. gemmatus*, qui habite les mêmes localités que le *G. aquaticus*, se montre aussi en septembre.

Les Gordiens adultes, une fois libres dans l'eau, n'ont pas

(1) *Monographie des Dragonneaux* (*Arch. de zool. expérim. et génér.*, t. III, p. 65).

(2) *I primi momenti della Evoluzione dei Gordii*, p. 1, 1889.

une vie sédentaire. Les individus des deux sexes, à la recherche les uns des autres, accomplissent pour se réunir de nouvelles migrations. Ils s'abandonnent aux cours d'eau, et passent avec eux de la montagne dans les plaines. Ils habitent successivement les ruisseaux et les torrents, les lacs et les rivières. Beaucoup s'accouplent en route. Les chaleurs de l'été, en occasionnant la baisse des eaux, les obligent de s'arrêter où ils se trouvent. Pour échapper à la dessiccation qui les menace, ils se réfugient dans les bassins des cascades, dans les dépressions du lit des torrents et des ruisseaux, où il reste toujours un peu d'eau. Ils se réunissent ainsi sur des espaces très restreints en nombre souvent considérable. Ils ont d'ailleurs l'habitude de s'enrouler les uns autour des autres, et forment par leurs replis enchevêtrés des pelotons inextricables (1).

Les individus des deux sexes, appartenant à la même espèce, se reconnaissent au toucher, et ne manquent pas de s'accoupler dès qu'ils se rencontrent.

Je ne crois pas nécessaire de répéter ici ce que j'ai dit ailleurs sur le mode d'accouplement des Gordiens, sur la manière dont s'opèrent la fécondation et la ponte. Je renvoie le lecteur à ma *Monographie des Dragonneaux* (p. 200-201) et à mes *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens* (p. 3-6), où tout cela se trouve exposé en détail. Je n'ajouterai qu'une observation aux descriptions données dans ces deux publications. Le 26 juin 1883, je fus témoin de l'accouplement d'une femelle de *G. tolosanus* avec un mâle de *G. gratianopolensis*. La femelle pondit plusieurs jours après, et quelques œufs présentèrent des signes de développement (segmentation). Je ne saurais affirmer que cette

(1) Ce n'est donc pas sans raison que Linné a donné à ces vers le nom de *Gordius*, Phrygien célèbre dans l'histoire par sa manière de nouer le lien qui fixait le joug au timon de son char. Mais il n'est pas nécessaire de recourir au procédé brutal d'Alexandre pour dénouer les pelotons des Gordiens. Il suffit d'attendre que les vers veuillent bien se dérouler; ce qui ne manque pas d'arriver lorsque, au retour de la pêche, on les met dans un aquarium ou dans un simple bocal rempli d'eau fraîche.

femelle de *G. tolosanus* n'ait pas été fécondée auparavant par un mâle de son espèce; car d'autres femelles appartenant à la même espèce et capturées en même temps, qui ne s'étaient pas accouplées avec le *G. gratianopolensis* ♂, pondirent également. Il n'en reste pas moins démontré que des accouplements entre individus d'espèces différentes peuvent avoir lieu; et il n'y aurait rien d'impossible à ce qu'il se produisît de la sorte de véritables hybrides. C'est une question intéressante, qui mériterait d'être étudiée, et qui ne pourra être résolue que par des expériences nombreuses et suivies avec soin.

Vejdovsky (1) prétend que les femelles les plus *jeunes* sont celles qui ont terminé leur ponte, et qu'il faut considérer comme *vieilles* celles qui n'ont pas encore pondu. Cette singulière manière d'interpréter les faits repose sur une erreur que nous ne pouvons nous dispenser de relever. Vejdovsky suppose que le parenchyme se régénère chez les femelles qui ont pondu, et qu'il se forme ainsi, aux dépens d'un nouveau parenchyme, de nouveaux ovaires. Cela est absolument impossible. Le parenchyme a une origine embryonnaire et ne peut prendre tout son développement que dans les conditions spéciales où se trouvent les larves parasites. Un ver adulte, dont l'intestin s'est atrophié et qui a épuisé toutes ses réserves alimentaires ne peut, lorsqu'il s'est reproduit, que se désorganiser et mourir. Tel est le cas des *Gordius*. Les femelles, épuisées par l'ovogenèse, déformées et flétries par suite de l'évacuation des œufs, périssent aussitôt que leur ponte est terminée. La manière dont Vejdovsky a compris l'évolution de l'ovaire et du parenchyme des Gordiens est précisément l'inverse de la réalité. Ce qu'il a décrit comme phases du développement n'est autre chose qu'une série de stades de régression (2).

(1) *Zur Morphologie der Gordiiden* (*Zeitsch. f. wissensch. Zool.*, XLIII Bd., p. 388-394, 1886).

(2) Le *G. tolosanus* que Vejdovsky a décrit et figuré dans ses *Studien über Gordiiden* comme jeune femelle est, ainsi que le prouvent le développement de ses téguments et la régression de son parenchyme, une vieille femelle qui avait terminé sa ponte et dont le réceptacle séminal s'était complète-

Le nombre des individus de chaque espèce qui parviennent chaque année à se reproduire et à parcourir le cycle entier de leur évolution est bien minime eu égard au nombre immense d'embryons produits par la ponte d'une seule femelle. Aussi les Gordiens à l'état adulte ne sont-ils communs nulle part. Ils ne sont pas, non plus, également répandus dans tous les pays; et dans les mêmes localités, diverses circonstances les rendent plus ou moins rares. Il existe, en effet, un rapport nécessaire entre la propagation d'un parasite et celle de son hôte. Si la reproduction de l'hôte s'effectue dans de mauvaises conditions, les chances de développement diminuent pour le parasite; elles augmentent au contraire, si, par suite de circonstances favorables, le nombre des individus propres à servir d'hôtes devient plus considérable. Le développement des Gordiens qui vivent à l'état parasite chez les Insectes dépend d'ailleurs en grande partie des conditions météorologiques. Un printemps et un automne pluvieux facilitent leurs migrations. La sécheresse aux mêmes époques de l'année est au contraire pour eux une cause de mort prématurée, presque inévitable. Si l'hiver est très rigoureux, les larves d'Insectes qui hébergent les *Gordius* périssent en grand nombre; et avec elles doivent périr aussi leurs parasites, qui se trouvent mis en liberté beaucoup trop tôt. Ceci nous explique pourquoi, certaines années, il est si difficile de se procurer des Gordiens, dans les localités mêmes où d'ordinaire on en trouve le plus.

L'état de conservation des échantillons soumis à l'étude n'étant point sans influence sur la netteté et la valeur des résultats obtenus, je crois nécessaire, pour terminer ce résumé général de mes recherches, d'indiquer en quelques mots la meilleure manière de recueillir et de préparer les *Gordius*. Les Dragonneaux sont des vers très difficiles à manier. Leur corps, normalement imprégné de l'eau dans la-

ment vidé. Sa petite taille ($0^m,08$) ne prouve rien, puisqu'on sait aujourd'hui que des individus adultes de même âge et de même espèce peuvent différer beaucoup sous ce rapport.

quelle il est plongé, se ride et se dessèche à l'air avec une grande rapidité. Il importe par conséquent, si l'on veut les conserver vivants pour les recherches, de les faire passer aussi rapidement que possible de l'eau du ruisseau dans celle d'une fiole préparée d'avance et préalablement débouchée. Il est nécessaire aussi de renouveler l'eau de temps en temps, jusqu'au moment où l'on peut les placer dans l'aquarium qui doit les recevoir. Ils paraissent souvent entièrement privés de vie, lorsqu'ils arrivent à destination; mais souvent aussi leur mort n'est qu'apparente. L'eau fraîche, souvent renouvelée, les ranime peu à peu; et en quelques heures, ils ont repris toute leur vitalité. On peut les garder ainsi à l'état de vie pendant plus d'un mois. Les échantillons destinés aux collections ou à des recherches d'anatomie se conservent très bien dans l'alcool à 18° Cartier. C'est, selon moi, le meilleur des liquides préservateurs. La glycérine, que l'on pourrait être tenté d'y ajouter, ne contribue en rien au bon état de conservation; et elle a, comme on sait, l'inconvénient de rendre toutes les manipulations très désagréables. Il faut avoir bien soin, en faisant passer le ver de l'eau dans la liqueur préservatrice, de ne pas lui donner le temps de se dessécher; et si cela arrivait, il convient de le remettre dans l'eau pour quelque temps. Les vers déformés que l'on plonge dans l'alcool sont fixés et ne reprennent plus leurs formes normales : l'eau reste désormais sans action sur eux. Ces détails paraîtront peut-être superflus à beaucoup de personnes; mais je suis persuadé que les naturalistes qui voudront bien suivre mes indications seront satisfaits des heureux résultats qu'ils obtiendront. La plupart des *Gordius* qui figurent actuellement dans les collections publiques sont tellement déformés qu'ils ne ressemblent plus à rien; et j'ai souvent regretté, en recevant des envois de mes correspondants, de ne pouvoir en tirer parti par suite de la détérioration des échantillons. Il est possible d'éviter toute déformation; et il suffit pour cela de prendre les précautions que je viens de recommander.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE 14.

Fig. 1. — *Gordius violaceus.* — État larvaire proprement dit. Coupe longitudinale de la cuticule et de l'hypoderme. Cette coupe montre : 1° la cuticule embryonnaire; 2° les cellules hypodermiques en voie de modification. Le protoplasme de ces cellules se transforme en éléments nerveux. Les fibrilles nerveuses, parallèles au grand axe de la cellule hypodermique, sont en rapport avec une couche de cellules nerveuses sous-jacentes (réseau sous-hypodermique). Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 2. — *Gordius violaceus.* — État larvaire proprement dit. Cellules hypodermiques, vues par leur face externe. Les fibrilles nerveuses en voie de formation, vues en coupe optique, ont l'aspect de simples granulations protoplasmiques. Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 3. — *Gordius violaceus.* — État larvaire proprement dit. Cellules hypodermiques modifiées, vues de face. La modification porte sur le noyau, qui s'est considérablement élargi, en refoulant les fibrilles nerveuses contre la paroi de la cellule. Celle-ci s'est elle-même notablement agrandie. Ces modifications de l'hypoderme larvaire sont la cause déterminante des modifications analogues que subit la cuticule embryonnaire des adultes. Les noyaux vésiculisés des cellules hypodermiques servent de moule aux futures aréoles de la cuticule externe ; les fibrilles nerveuses (protoplasme transformé) correspondent à la bordure de papilles interaréolaires. Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 4. — *Gordius violaceus.* — État larvaire proprement dit. Hypoderme, vu de face. Modifications que subissent les cellules hypodermiques lorsqu'elles commencent à sécréter la matière amorphe et réfringente qui doit constituer la deuxième cuticule des adultes (cuticule fibreuse). Le noyau des cellules hypodermiques prend une forme étoilée. La matière sécrétée, chitinogène, s'accumule au pourtour des cellules, dont les parois limitantes tendent à disparaître. Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 5. — *Gordius aquaticus.* — Vieil adulte. Coupe transversale, montrant : 1° la cuticule embryonnaire ou première cuticule; 2° la deuxième cuticule ou cuticule fibreuse; 3° les fibrilles nerveuses et les noyaux des cellules primitives de l'hypoderme; 4° les cellules nerveuses du réseau périphérique; 5° les nerfs du plexus ventral; 6° les cellules ganglionnaires du cordon ventral; 7° les fibrilles nerveuses longitudinales dudit cordon, coupées en travers et constituant de la sorte le soi-disant « réticulum nerveux »; 8° les fibrilles nerveuses transversales du même cordon, qui partagent les fibrilles longitudinales en trois faisceaux distincts;

9° la membrane cuticulaire, très mince, qui représente l'enveloppe propre du système nerveux. Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 6. — *Gordius aquaticus.* — Jeune adulte. Cette coupe transversale montre : 1° la cuticule embryonnaire ou première cuticule; 2° la deuxième cuticule ou cuticule fibreuse; 3° l'hypoderme; 4° le périmysium, dans lequel les fibres musculaires se trouvent enchâssées; 5° les fibres musculaires, coupées en travers. Coloration double par le picrocarminate d'ammoniaque. Le périmysium a pris la couleur rouge du carmin. Les fibres musculaires sont colorées en jaune par l'acide picrique. Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 7. — *Gordius violaceus.* — Jeune adulte. Coupe transversale, montrant : 1° la cuticule embryonnaire ou première cuticule; 2° la deuxième cuticule ou cuticule fibreuse; 3° l'hypoderme; 4° le périmysium et les fibres musculaires. Cette figure est faite d'après une préparation colorée au picrocarminate et montée dans le baume de Canada. Quelques-unes des fibres musculaires sont notablement distendues dans leur partie inférieure, et laissent apercevoir le noyau du myoblaste, coupé en travers. Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 8. — *Gordius violaceus.* — Jeune adulte. Fibre musculaire séparée du périmysium, pour montrer les détails de sa structure. On voit : 1° les fibrilles longitudinales constituant la substance propre de la fibre musculaire, coupées en travers; 2° la cavité centrale de la fibre musculaire; 3° la coupe transversale du noyau du myoblaste. D'après une préparation analogue à celle qui est représentée figure 7.

Fig. 9. — *Ascaris simplex* (Rudolphi). — Coupe transversale montrant la cuticule, l'hypoderme et le système musculaire. Cette figure doit être comparée à la figure 7. Elle permet d'apprécier, d'un simple coup d'œil, les différences qui existent entre la fibre musculaire des Nématoïdes et celle des Gordiens. Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 10. — *Gordius aquaticus.* — Jeune adulte. Coupe transversale, prise à l'extrémité antérieure, au-dessous du ganglion céphalique. Les deux cuticules, l'hypoderme et le système musculaire n'ont pas été figurés. On ne voit que le parenchyme, la coupe de l'intestin et celle du cordon ventral. Il n'existe point encore, dans cette partie du corps, de cavité de régression; mais les cellules de la partie centrale du parenchyme ont déjà subi la dégénérescence graisseuse. On remarque que ces cellules en voie de dégénérescence forment deux zones distinctes, qui correspondent à deux stades différents de leur régression. C'est autour de l'intestin que la dégénérescence est la plus avancée. Hartn., Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 11. — *Gordius aquaticus.* — Jeune adulte. Coupe transversale, prise au-dessous de la précédente et montrant les mêmes organes. La cavité péri-intestinale est déjà formée, mais elle se trouve encore en partie obstruée par la matière graisseuse provenant de la dégénérescence des cellules du parenchyme. Hartn., Obj. 7, Oc. 3.

PLANCHE 15.

Fig. 12. — *Gordius violaceus.* — Jeune adulte. Fragment d'une coupe transversale prise au-dessous du ganglion céphalique. Cette coupe montre l'extrémité antérieure des deux tubes ovariens, l'intestin et le cordon ventral. Il est à remarquer qu'à ce niveau il n'existe encore aucune trace de la cavité péri-intestinale. Les cellules du parenchyme forment une

masse compacte, qui entoure immédiatement tous les organes. Hartn., Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 13. — *Gordius violaceus.* — Jeune adulte. Fragment d'une coupe transversale, prise à l'extrémité antérieure. Cette coupe montre les mêmes organes que la précédente, c'est-à-dire une partie du parenchyme, les deux tubes ovariens, l'intestin et le cordon ventral. Il est à noter que les deux tubes ovariens ont, à ce niveau, un diamètre plus grand et une cavité centrale. Il existe, en outre, un commencement de cavité péri-intestinale. Les cellules du parenchyme qui forment la paroi de cette cavité sont en voie de destruction et indiquent, par cela même, le mode de formation de la cavité péri-intestinale. Hartn., Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 14. — *Gordius gratianopolensis.* — État adulte. Fragment d'une coupe transversale, prise au niveau du col du réceptacle séminal. Cette coupe montre une partie du parenchyme, l'extrémité postérieure des deux tubes ovariens et l'intestin. Les cellules du parenchyme situées au-dessus des tubes ovariens sont en voie de destruction, pour former la cavité dorsale (Rükenkanal). Elles ne sont plus représentées que par leurs noyaux, qui ont été vivement colorés par le carmin. La cavité péri-intestinale est encore bien distincte dans cette partie du corps. Hartn., Obj. 7, Oc. 2.

Fig. 15. — *Gordius gratianopolensis.* — État adulte. Fragment d'une coupe transversale, prise au niveau du réceptacle séminal. Cette coupe montre, comme la précédente, une partie du parenchyme, la cavité dorsale (Rükenkanal), l'extrémité postérieure des deux tubes ovariens et la cavité péri-intestinale. Celle-ci est très développée dans cette partie du corps et loge le réceptacle séminal. La cavité dorsale (Rükenkanal) montre encore, dans son intérieur, quelques débris de cellules du parenchyme, ainsi que des groupes de noyaux provenant de ces mêmes cellules. Hartn., Obj. 7, Oc. 2.

Fig. 16. — *Gordius gratianopolensis.* — État adulte. Cellules du parenchyme, prises dans la partie moyenne du corps. Ces cellules forment la paroi de la cavité de régression des grappes ovigères. La plupart de ces cellules contiennent encore dans leur intérieur les éléments graisseux provenant de la dégénérescence de leur protoplasme. Quelques-unes sont déjà vides et complètement épuisées. Le noyau des unes et des autres est très réduit et se montre toujours adossé à la paroi de la cellule. Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 17. — *Gordius violaceus.* — État larvaire proprement dit. Fragment d'une coupe transversale, prise dans la partie moyenne du corps. On voit dans ce fragment de coupe une partie des grappes ovigères, l'intestin et le cordon ventral. Les éléments du parenchyme entourent tous ces organes. L'intestin n'est nullement atrophié. Il est pourvu d'une large cavité centrale, et on ne remarque dans le parenchyme aucune trace de cavité de régression. La paroi externe de l'intestin se trouve en contact immédiat avec les éléments du parenchyme. Hartn., Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 18. — *Gordius violaceus.* — État larvaire proprement dit. Fragment d'un ovaire, isolé du parenchyme qui l'entourait. Tube ovarien et grappes ovigères attenantes. Hartn., Obj. 4, Oc. 4.

Fig. 19. — *Gordius violaceus.* — État larvaire proprement dit. Extrémité distale d'un lobule d'une grappe ovigère. Chaque ovule est entouré par la membrane cuticulaire qui constitue la paroi de la grappe et se rattache à cette dernière par un pédicule. Hartn., Obj. 8, Oc. 4.

Fig. 20. — *Gordius violaceus.* — Jeune adulte. Coupe transversale, prise à

l'extrémité antérieure. Les deux cuticules, l'hypoderme et le système musculaire n'ont pas été figurés. Le cordon ventral et les deux ovaires sont entourés par le parenchyme. Sur l'un des ovaires, on voit que la paroi du tube ovarien est en continuité parfaite de tissu avec la paroi de la grappe ovigère, et que la cavité de cette dernière n'est que le prolongement de la cavité du tube ovarien. Cette disposition n'est visible que grâce à ce fait que la coupe passe exactement par le pédicule de la grappe ovigère. Il n'en est pas de même pour l'autre ovaire; de sorte que le tube ovarien et la grappe ovigère paraissent ici indépendants l'un de l'autre. C'est le cas qui se présente le plus souvent à l'observateur. Les ovaires n'ayant dans cette partie du corps qu'un faible développement, il existe une très large cavité péri-intestinale. Hartn., Obj. 7, Oc. 3.

PLANCHE 16.

Fig. 21. — *Gordius violaceus.* — Jeune adulte. Fragment d'une coupe transversale, prise au niveau du réceptacle séminal. Les deux cuticules, l'hypoderme et le système musculaire n'ont pas été figurés. On voit l'un des ovaires, représenté par le tube ovarien et une grappe ovigère. La coupe ne passant pas par le pédicule de la grappe, celle-ci semble indépendante du tube ovarien. La grappe ovigère est en voie de régression, et il existe déjà, entre elle et le parenchyme, un certain vide (cavité de régression de la grappe ovigère). Il est à remarquer que l'extrémité distale de chaque lobule de la grappe ovigère se termine en forme de mamelon. Ce mamelon est constitué par la paroi de la grappe, qui se resserre au fur et à mesure que les ovules abandonnent la cavité de la grappe pour passer dans celle du tube ovarien. Ce dernier est déjà plein d'ovules. On voit en outre, sur cette coupe, une partie du parenchyme et de la cavité péri-intestinale. Hartn., Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 22. — *Gordius gratianopolensis.* — Femelle adulte, en train de pondre. Fragment d'un ovaire, isolé du parenchyme et pris à l'extrémité antérieure du corps. La grappe ovigère attenante au tube ovarien est en voie de régression. La plus grande partie des ovules qu'elle contenait dans sa cavité a déjà passé dans le tube ovarien. La paroi de ses trois lobules s'est ridée, ce qui donne lieu à une sorte d'apparence cellulaire. Ce ne sont point des cellules qui constituent cette paroi, mais bien une membrane élastique, de nature cuticulaire. L'apparence cellulaire est simplement due au plissement de cette membrane. Le pédicule de la grappe ovigère est encore plein d'ovules. On voit l'insertion du pédicule sur le tube ovarien, et l'orifice qui permet aux ovules de passer de la cavité de la grappe ovigère dans celle du tube ovarien. Hartn., Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 23. — *Gordius aquaticus.* — Vieille femelle, ayant terminé sa ponte. Fragment d'une coupe transversale, prise dans la partie moyenne du corps. Ce fragment de coupe appartient à la région dorsale. On y distingue la cuticule, l'hypoderme, le muscle cylindrique et le parenchyme, qui se trouve réduit à l'état d'une simple couche de cellules. Toute la partie centrale du parenchyme a été résorbée et n'est plus représentée que par une large cavité de régression. A la voûte de cette cavité se trouvent suspendus les deux ovaires, complètement vidés et flétris. Hartn., Obj. 4, Oc. 4.

Fig. 24. — *Gordius aquaticus.* — Vieille femelle, ayant terminé sa ponte. Fragment d'un ovaire comprenant le tube ovarien et une grappe ovigère.

Les deux lobules qui constituaient cette grappe sont complètement vides. Leurs parois portent les cicatrices formées par la rupture des pédicules des ovules périphériques. Ces ovules, ainsi que je l'ai dit, ne peuvent, par suite de l'étranglement de leur pédicule, passer dans la cavité du tube ovarien et sont nécessairement perdus pour la reproduction. Hartn., Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 25. — *Gordius violaceus.* — Jeune adulte. Fragment d'une coupe transversale, passant par la partie antérieure de l'utérus et l'orifice du col du réceptacle séminal. On voit au-dessous de l'intestin la cavité de régression du parenchyme, dont la paroi se trouve revêtue d'une couche de matière granuleuse provenant de la dégénérescence des cellules du parenchyme.

Fig. 26. — *Gordius gratianopolensis.* — État adulte. Coupe des oviductes et des cornes de l'utérus. Hartn., Obj. 4, Oc. 3.

Fig. 27. — *Gordius gratianopolensis.* — État adulte. Invagination de la paroi de l'utérus, ayant l'aspect d'une glande en grappe. Les cellules épithéliales (glandes monocellulaires) sont isolées les unes des autres et n'adhèrent que par leur partie supérieure au refoulement de la membrane cuticulaire qui leur sert de soutien. Grossissement non déterminé.

Fig. 28. — *Gordius aquaticus.* — État adulte. Coupe longitudinale, dans laquelle on voit une partie du réceptacle séminal, le col de ce réceptacle, l'utérus et le vestibule. On remarquera la parfaite continuité de tissu qui existe entre ces diverses parties du cloaque de la femelle. A noter aussi ce fait important que l'intestin vient s'ouvrir dans l'utérus, et non dans le vestibule. L'extrémité postérieure du vestibule constitue l'orifice anogénital. Hartn., Obj. 4, Oc. 3.

Fig. 29. — *Gordius aquaticus.* — État adulte. Refoulements internes de la paroi de l'utérus. Les refoulements sont essentiellement constitués au dehors par la membrane cuticulaire et au dedans par l'épithélium de l'utérus. Ce sont ces cellules épithéliales qui représentent l'élément sécréteur de cette partie de l'organe (glandes monocellulaires). Grossissement non déterminé.

Grenoble, le 23 octobre 1890.

SUR LES BRANCHIES DES PAGURIENS

Par E.-L. BOUVIER

Nos connaissances sur les branchies des Paguriens sont dues presque tout entières à Boas, à Claus, à Henderson et à Smith, mais elles se limitent à un petit nombre de genres et, en ce qui concerne la constitution des lamelles branchiales, manquent peut-être de précision. Voici quelques notions recueillies sur les Pagures du *Travailleur*, du *Talisman*, de la *Melita*, du *Blake*, du *Hassler* et de l'expédition de l'*île Campbell*, qui ne manqueront certainement pas d'éclaircir leur histoire.

Formules branchiales. — Les formules branchiales appartiennent à quatre types différents dont le premier se rattache directement au type thalassinien des *Axius*, par suppression des pod branchies et de l'arthrobranchie des pattes-mâchoires de la 2e paire.

Dans le 1er type (5 paires d'arthrobranchies et 4 pleurobranchies impaires) se rangent : les *Pylocheles* A. Milne-Edwards, *Mixtopagurus* A. Milne-Edwards, *Pagurus* (Fabr.) Dana, *Aniculus* Dana, *Cancellus* H. Milne-Edwards, *Cœnobita* Latr., *Birgus* Leach. Les branchies antérieures, dans les trois derniers genres, sont plus ou moins rudimentaires.

Dans le 2e type (5 paires d'arthrobranchies et 3 pleurobranchies impaires) : les *Paguristes* Dana, *Xylopagurus* A. Milne-Edwards, *Munidopagurus* A. Milne-Edwards et E.-L. Bouvier, *Clibanarius* Dana, *Diogenes* Dana, *Calcinus* Dana et la *Glaucothoe carinata* Heud.

Dans le 3e type (5 paires d'arthrobranchies et 1 pleurobranchie) : *Parapagurus* Smith, *Sympagurus* Smith, *Eupagurus bicristatus* A. Milne-Edwards, *Pylopagurus* A. Milne-Edwards et E.-L. Bouvier, *Tomopagurus* A. Milne-Edwards et E.-L. Bouvier, *Spiropagurus* Stimpson, *Anapagurus* Henderson, *Catapagurus* Smith, *Eupagurus* Brandt, *Porcellanopagurus* Filhol et *Glaucothoe Peronii* H. Milne-Edwards.

Dans le 4e type (5 paires d'arthrobanchies, pas de pleurobranchie) se trouve seul l'*Ostraconotus* A. Milne-Edwards.

Structure des branchies. — Les branchies sont filamenteuses et quadrisériées (*Fibribranchiata* de Henderson) chez les *Pylocheles*, *Mixtopagurus* et *Parapagurus;* elles sont bisériées et ordinairement foliacées (*Laminibranchiata*, etc.) dans tous les autres genres cités ci-dessus. Toutefois les lamelles branchiales se divisent ordinairement à leur extrémité, sur une longueur plus ou moins grande, chez les *Paguristes* et les *Spiropagurus* ; on trouve même chez certains *Sympagurus* (*S. nudus* A. Milne-Edwards), d'après A. Milne-Edwards, un filament rudimentaire à côté du filament principal.

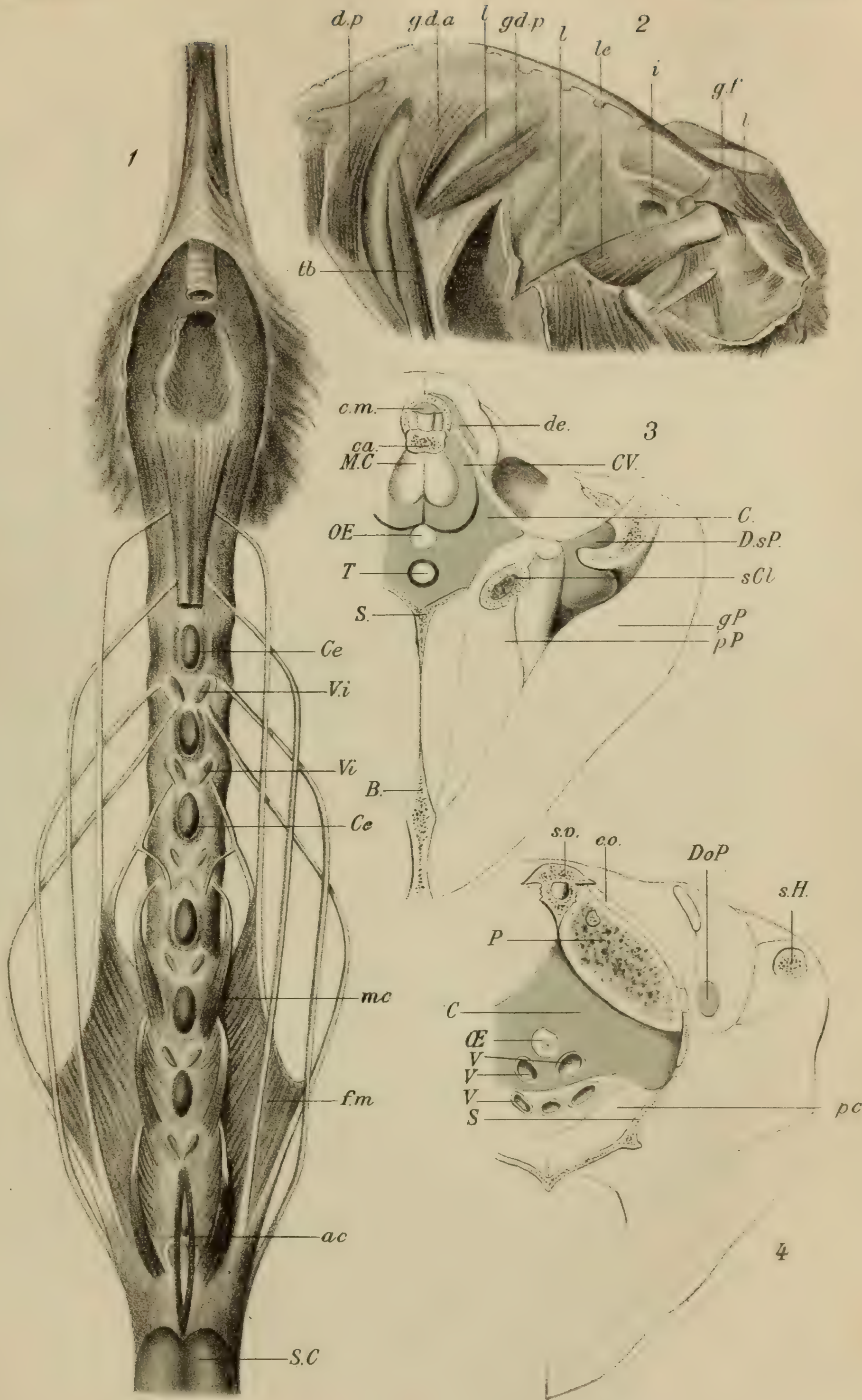
Conclusions : 1° Les modifications dans le nombre des branchies sont indépendantes, dans beaucoup de cas, de l'adaptation pagurienne plus ou moins prononcée de l'animal (comparez *Pylocheles* et *Pagurus*) et des modifications apportées ensuite à cette adaptation (comparez *Pylocheles* et *Birgus*).

2° Les modifications dans la structure des branchies sont au contraire régulièrement progressives et se prêtent mal, par conséquent, aux groupements de la systématique. Les formes à lamelles intermédiaires (*Paguristes*, *Spiropagurus*, *Sympagurus*) rendent ces groupements impossibles ou anormaux. Il n'est pas naturel, par exemple, de ranger dans des genres distincts les *Parapagurus* et les *Sympagurus*.

3° Les formes cancériennes se font remarquer par le nombre très réduit de leurs branchies, et l'une d'entre elles, l'*Ostraconotus*, est à ce point de vue beaucoup plus modifiée que les *Lithodes*.

4° Les *Glaucothoés* ne forment pas un groupe homogène.

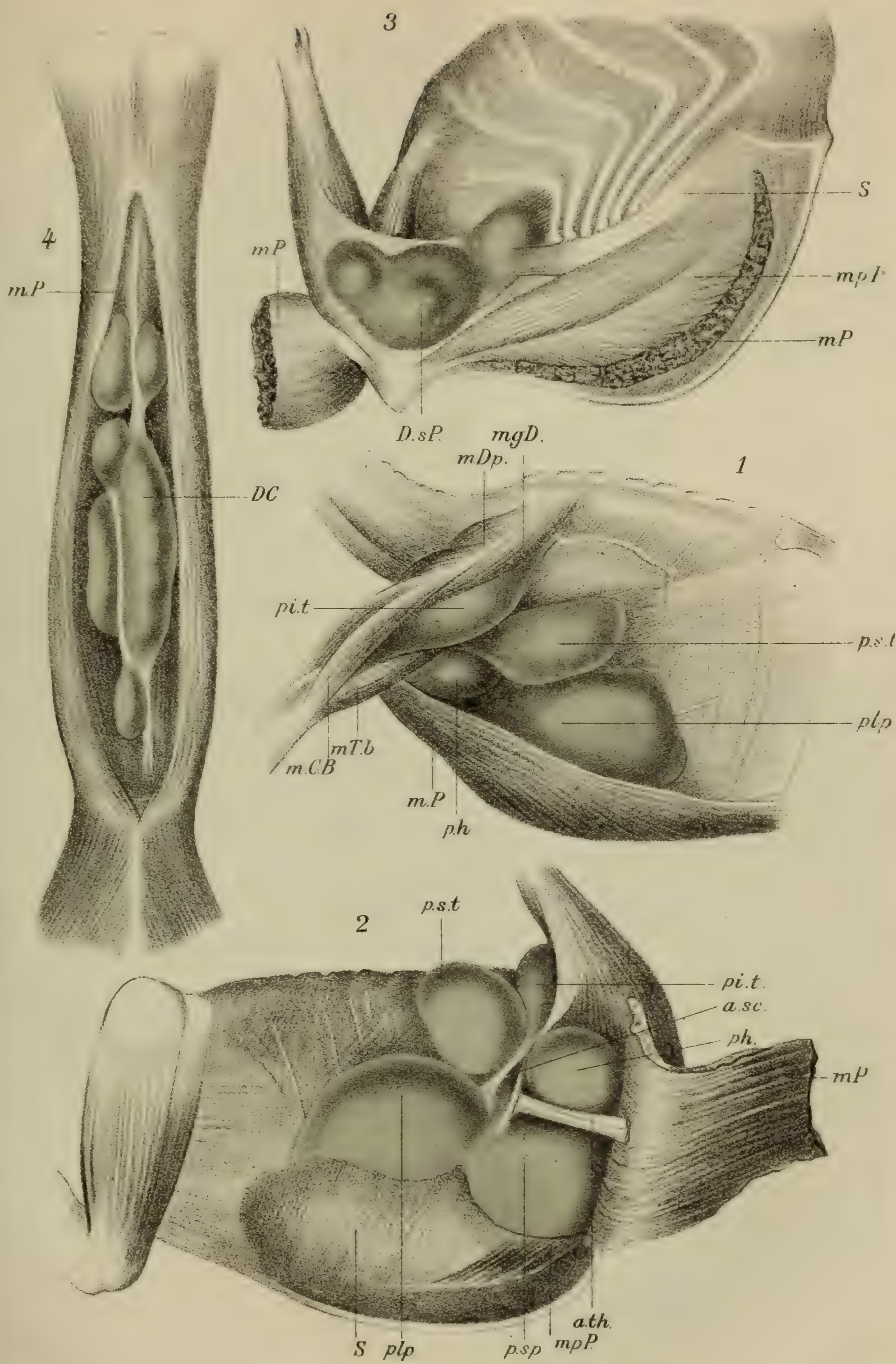
TABLE DES MATIÈRES



Roché del. Nicolet lith.

Réservoirs aériens des Oiseaux

Imp. Lemercier et C[ie] Paris

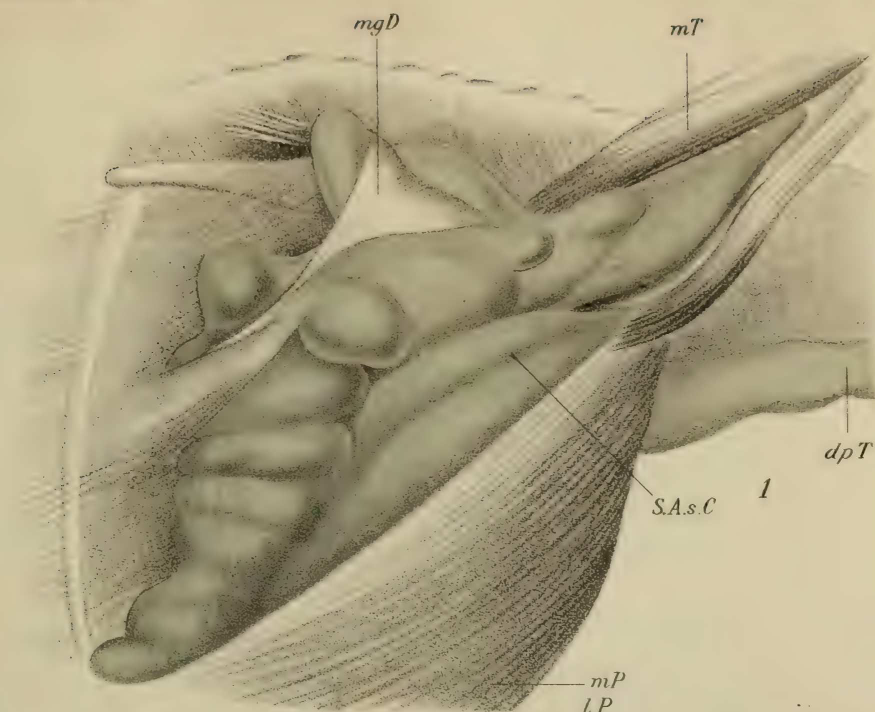


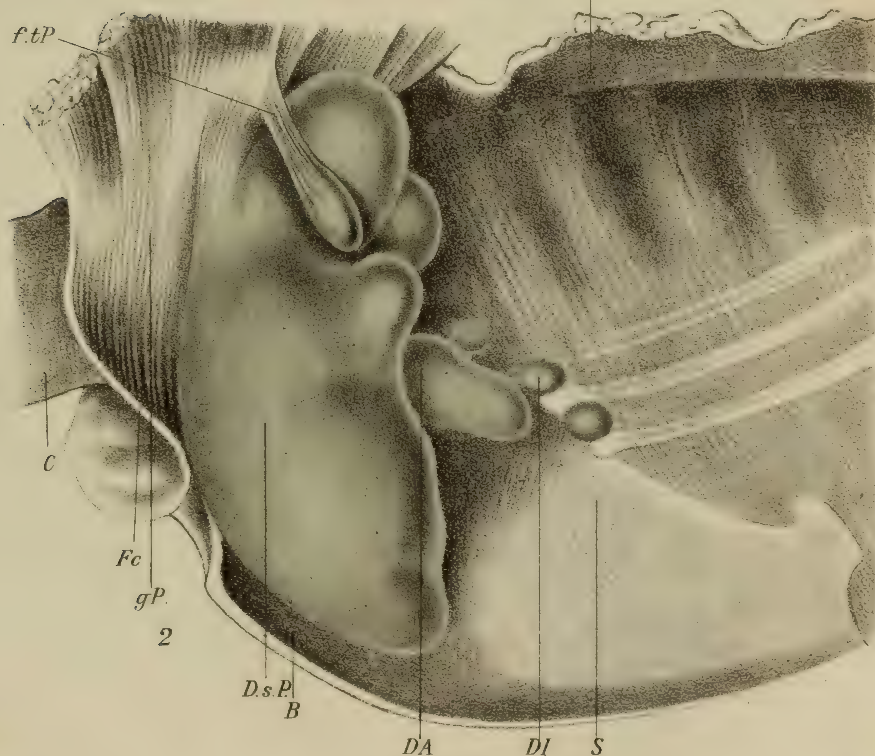
Roché del.

Nicolet lith.

Réservoirs aériens des Oiseaux

Imp. Lemercier et C.ie Paris.

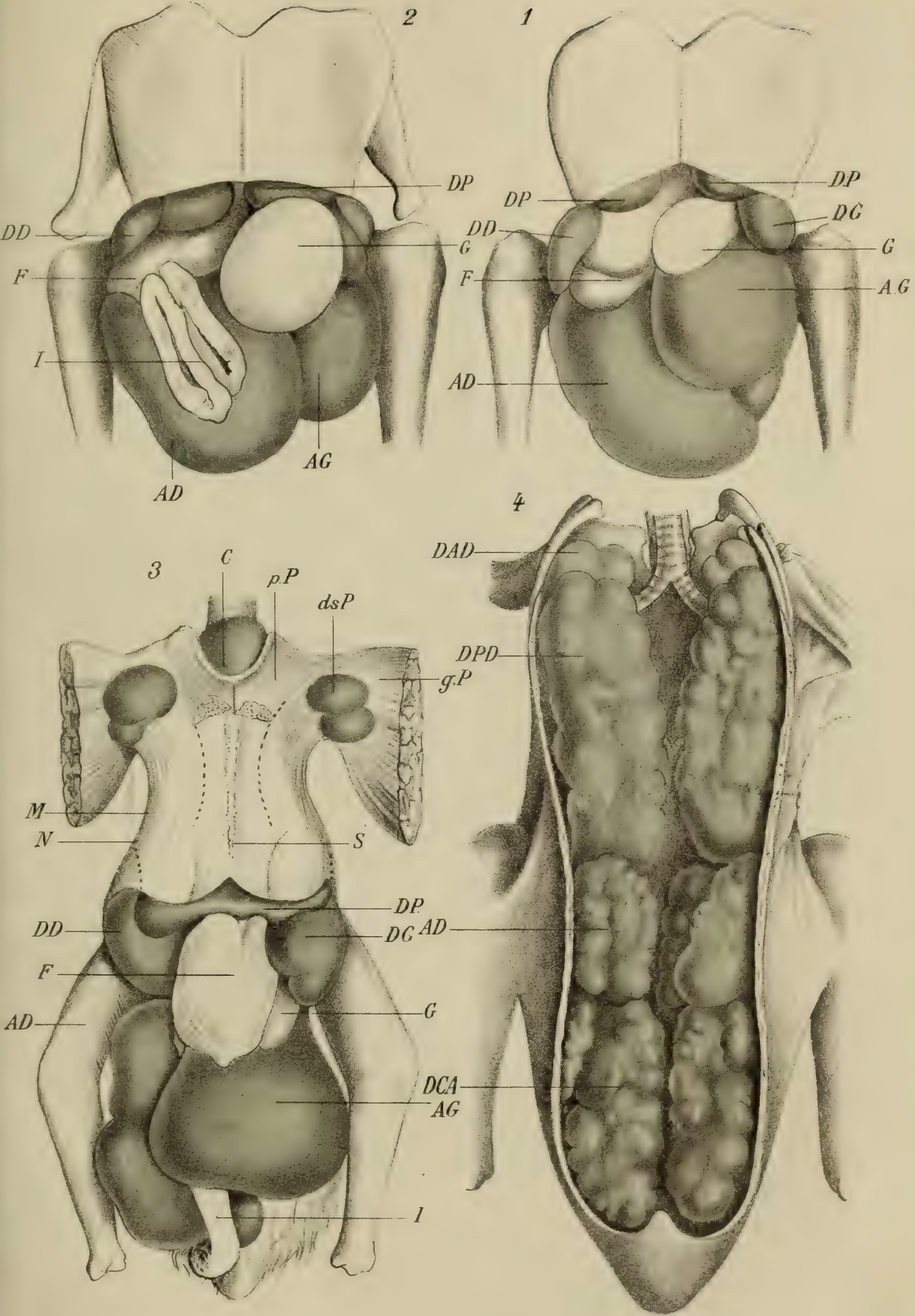




Roché del. Nicolet lith.

Réservoirs aériens des Oiseaux

Imp. Lemercier et Cie, Paris.

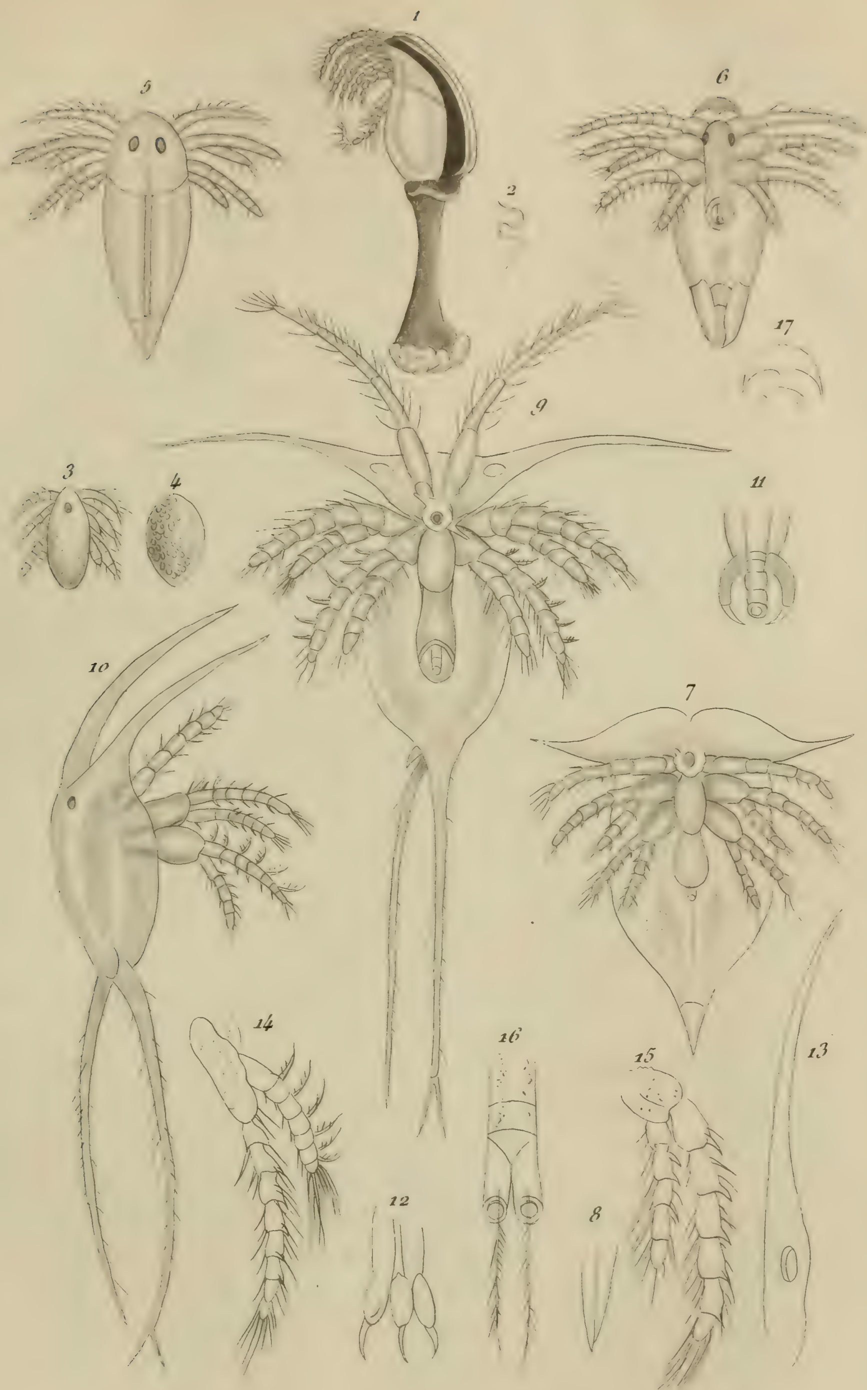


Roché del.

Nicolet lith.

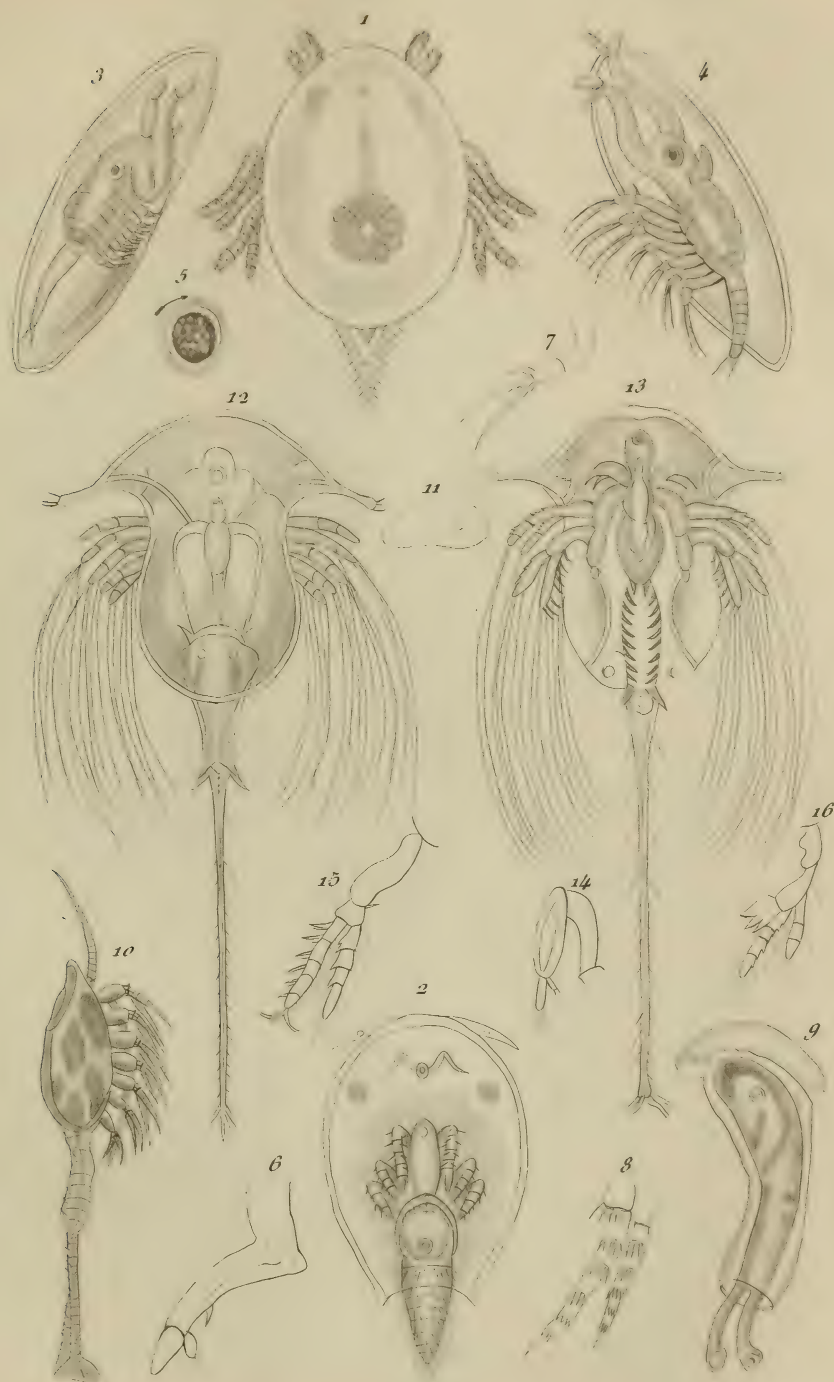
Réservoirs aériens des Oiseaux.

Imp. Lemercier et Cie Paris



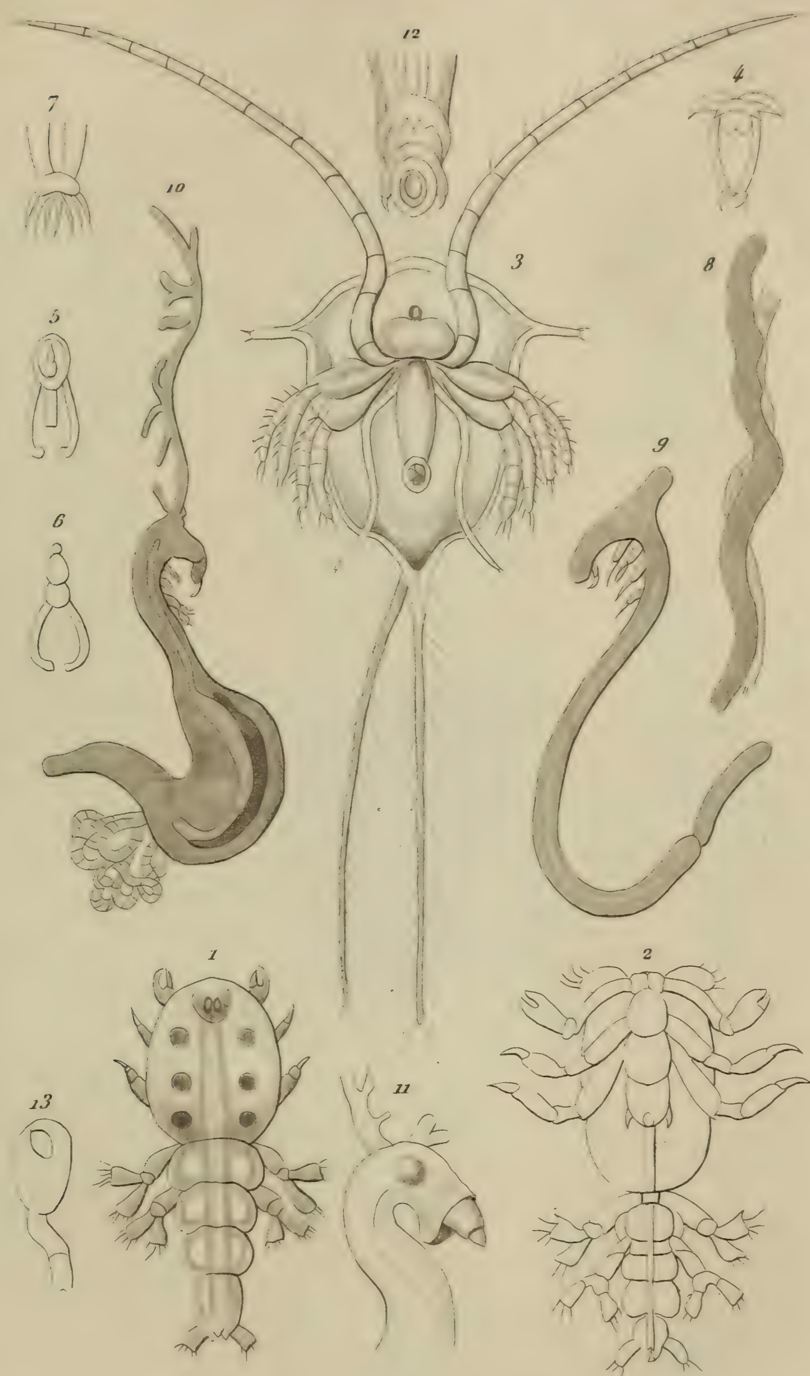
Cirrhipede échancré.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



Scapel oblique.

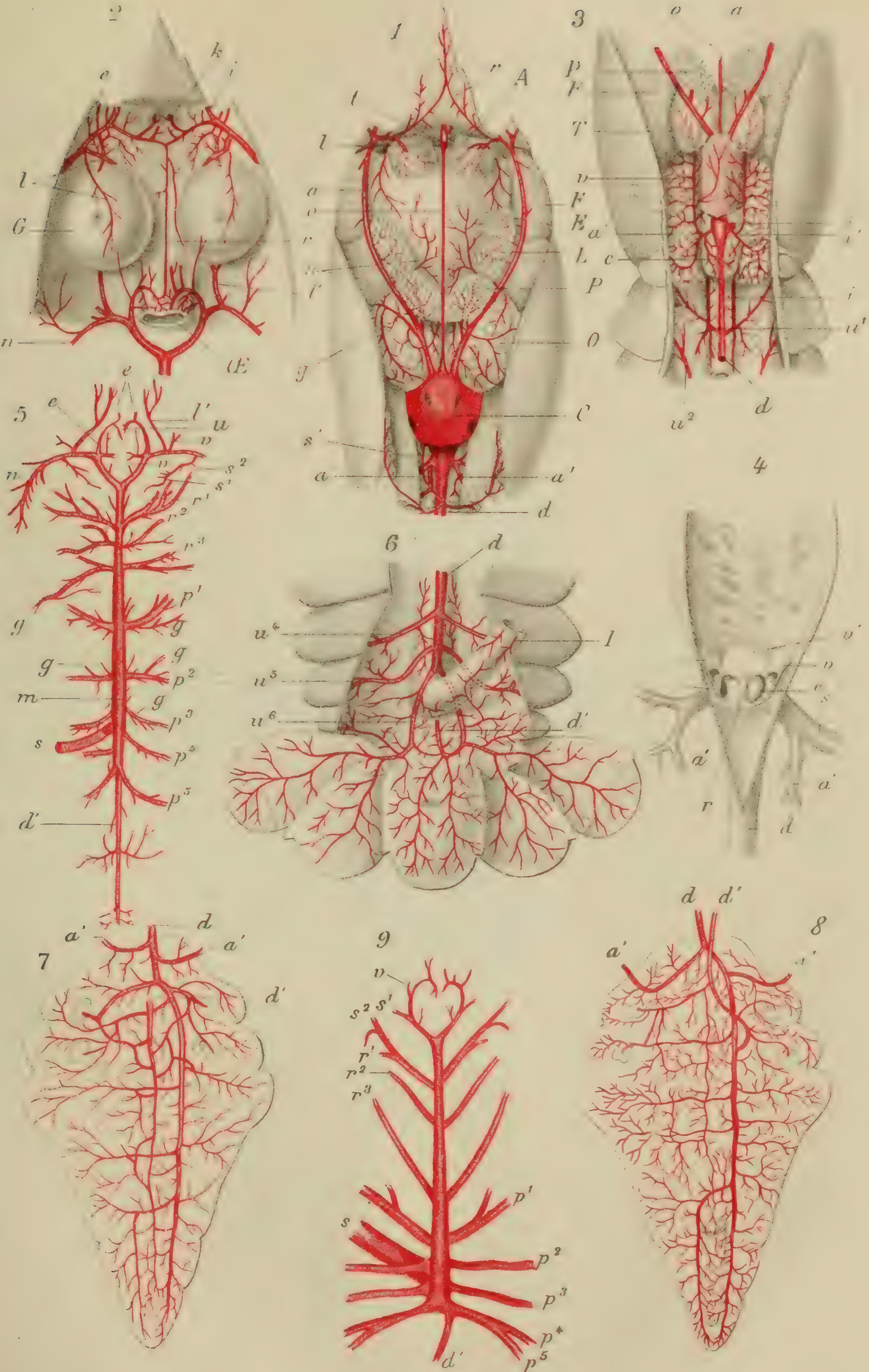
Imp. Lemercier et Cie Paris.



Hesse del.

Larve de la Lernée branchiale.

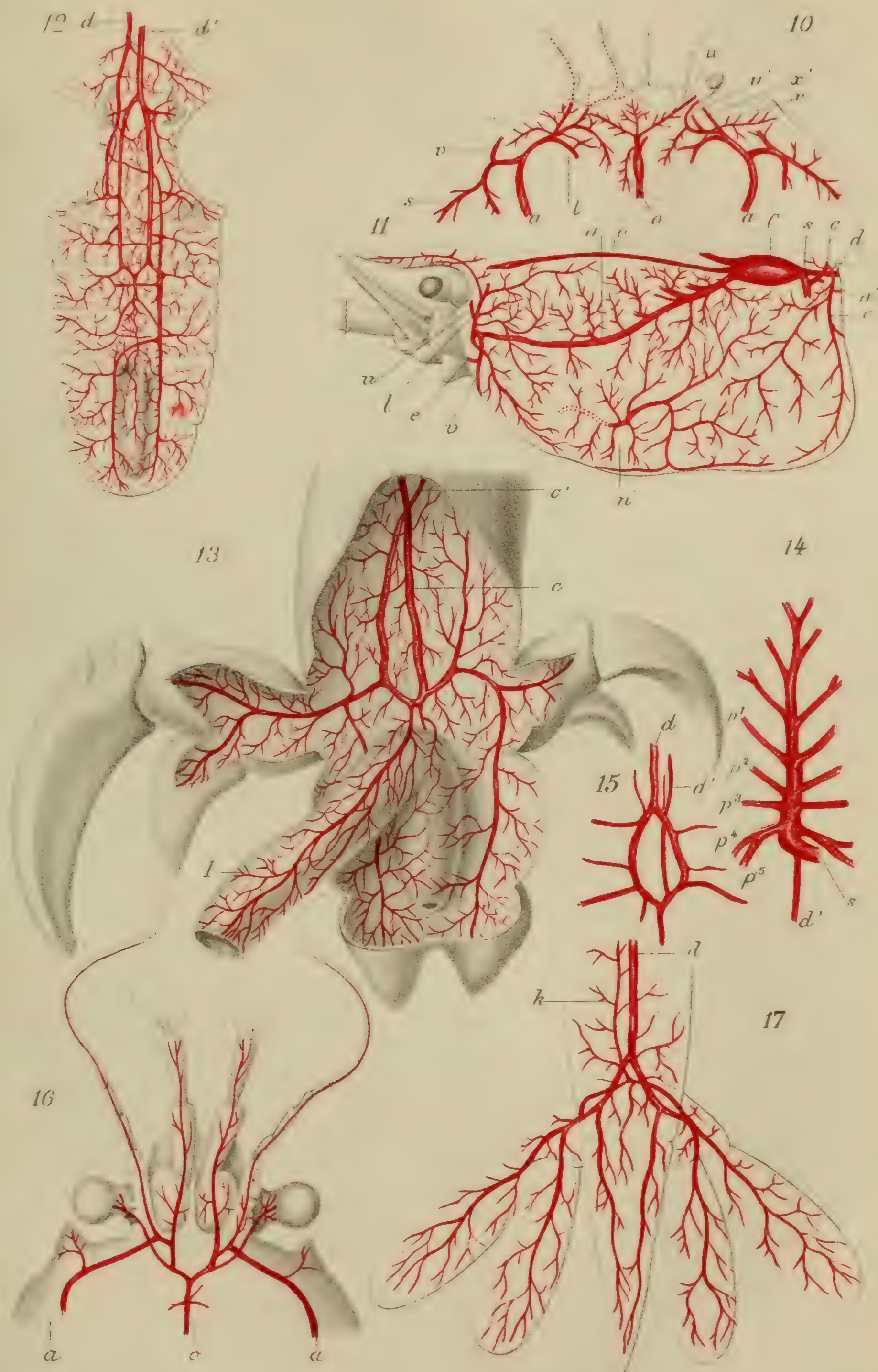
Imp. Lemercier et Cie Paris.



Bouvier ad. nat. del. Nicolet lith.

Circulation des Crustacés décapodes.

Imp. Lemercier et Cie, Paris.

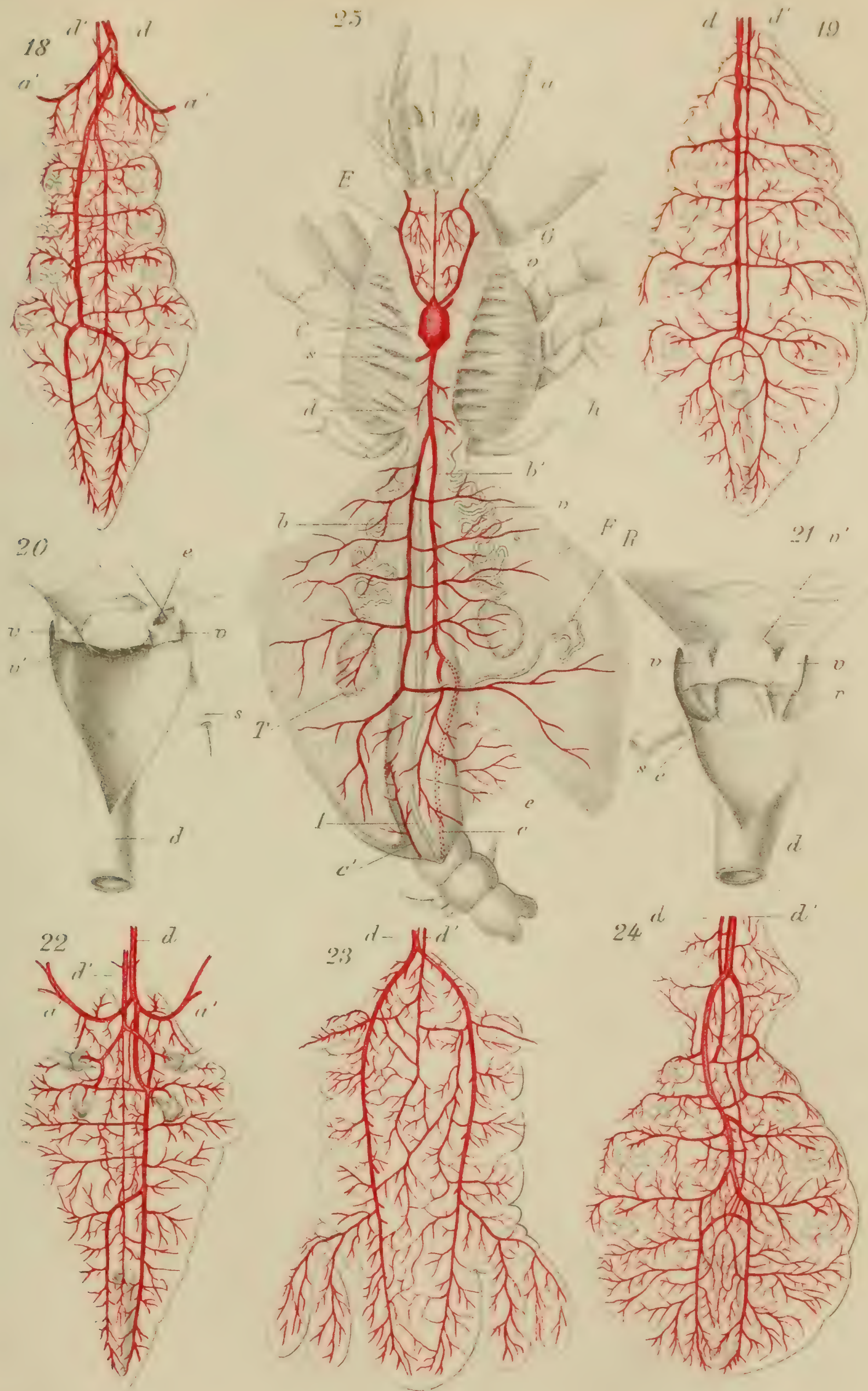


Bouvier ad nat. del.

Nicolet lith.

Circulation des Crustacés décapodes

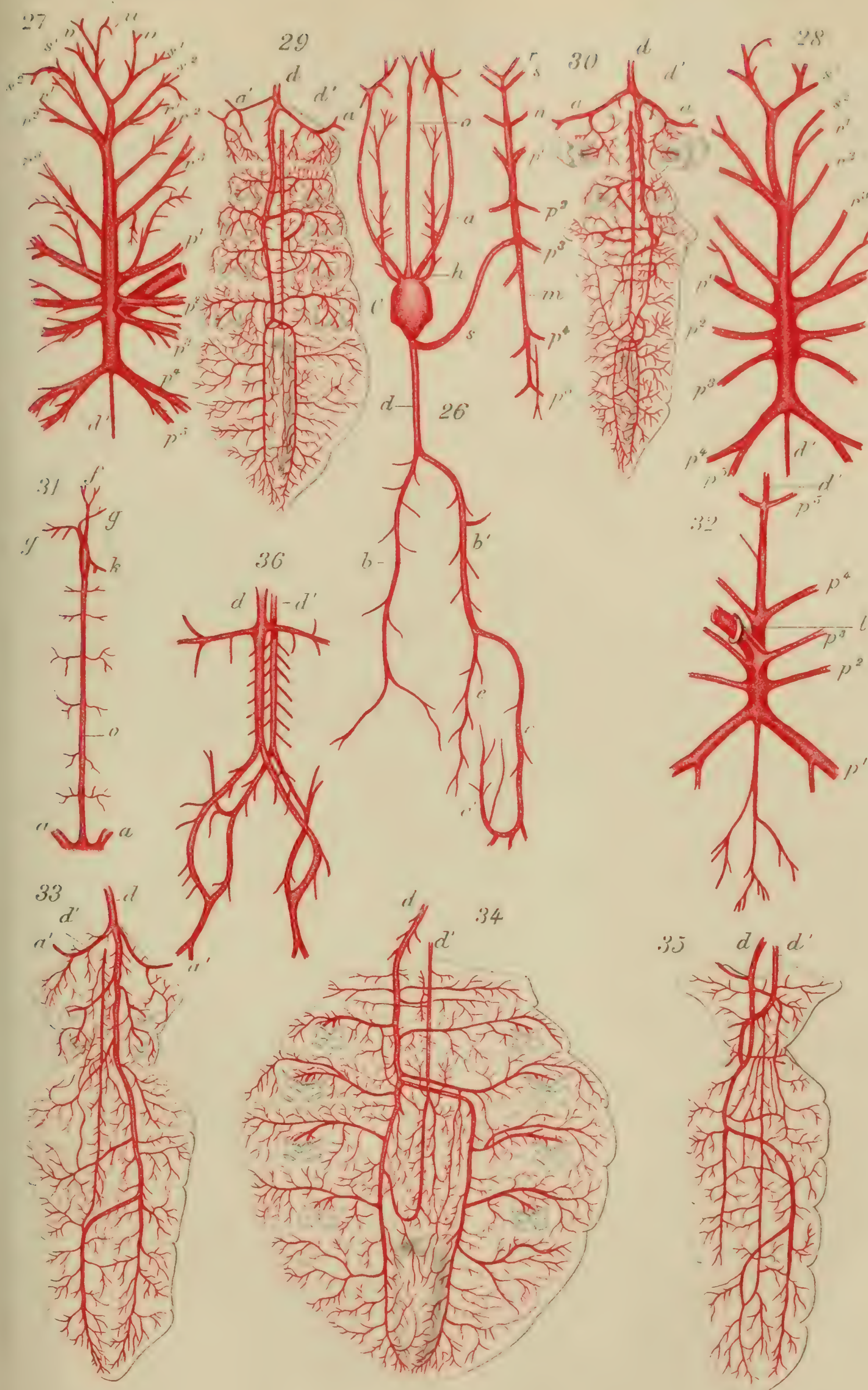
Imp. Lemercier et Cie Paris.



Bouvier ad nat. del.

Circulation des Crustacés décapodes

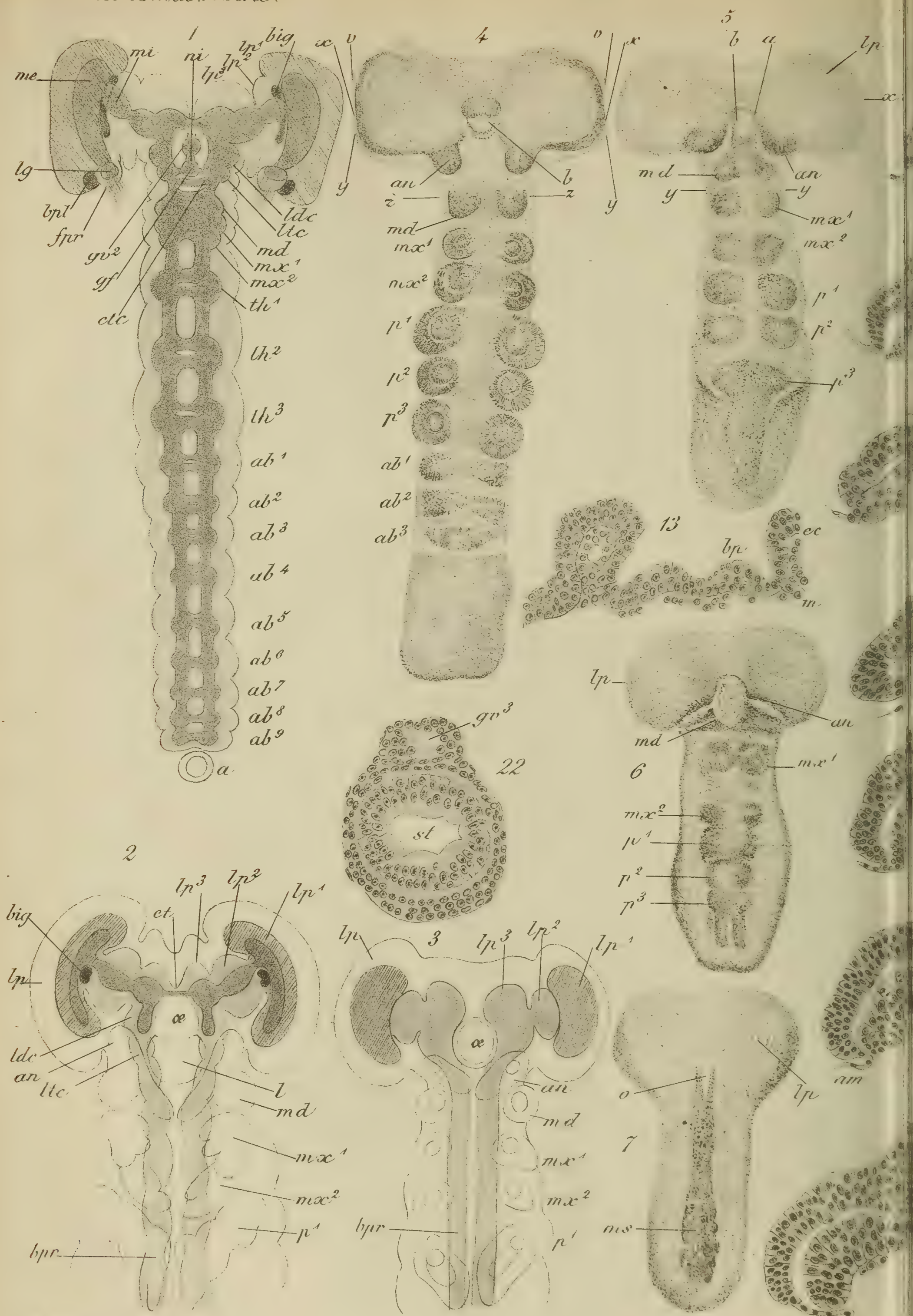
Imp. Lemercier et Cie Paris



Bouvier ad. nat. del. Nicolet lith.

Circulation des Crustacés décapodes

Imp. Lemercier et Cie Paris



H Viallanes del.



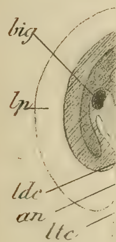
…mbryonnaire de la Mante

Lemercier & Cie Paris.



Développement embryonnaire de la Mante



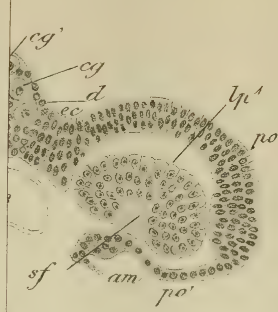


bpr

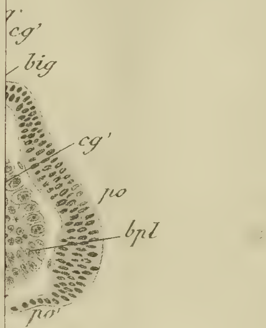
H Viallanes a

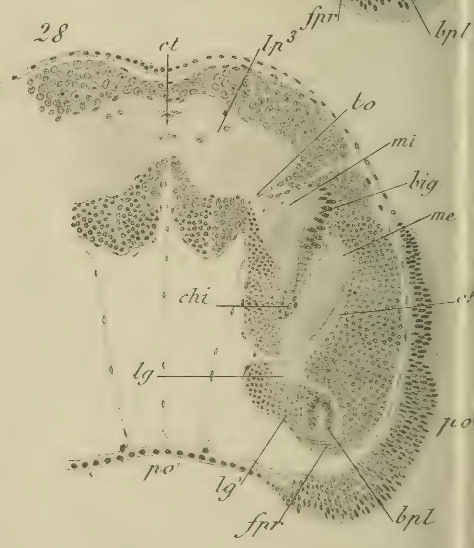
Pl. 14.

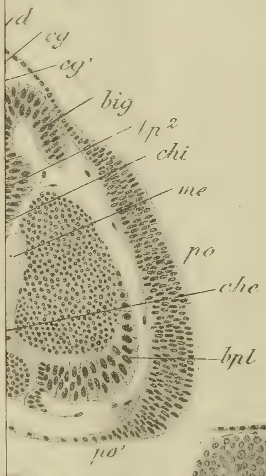












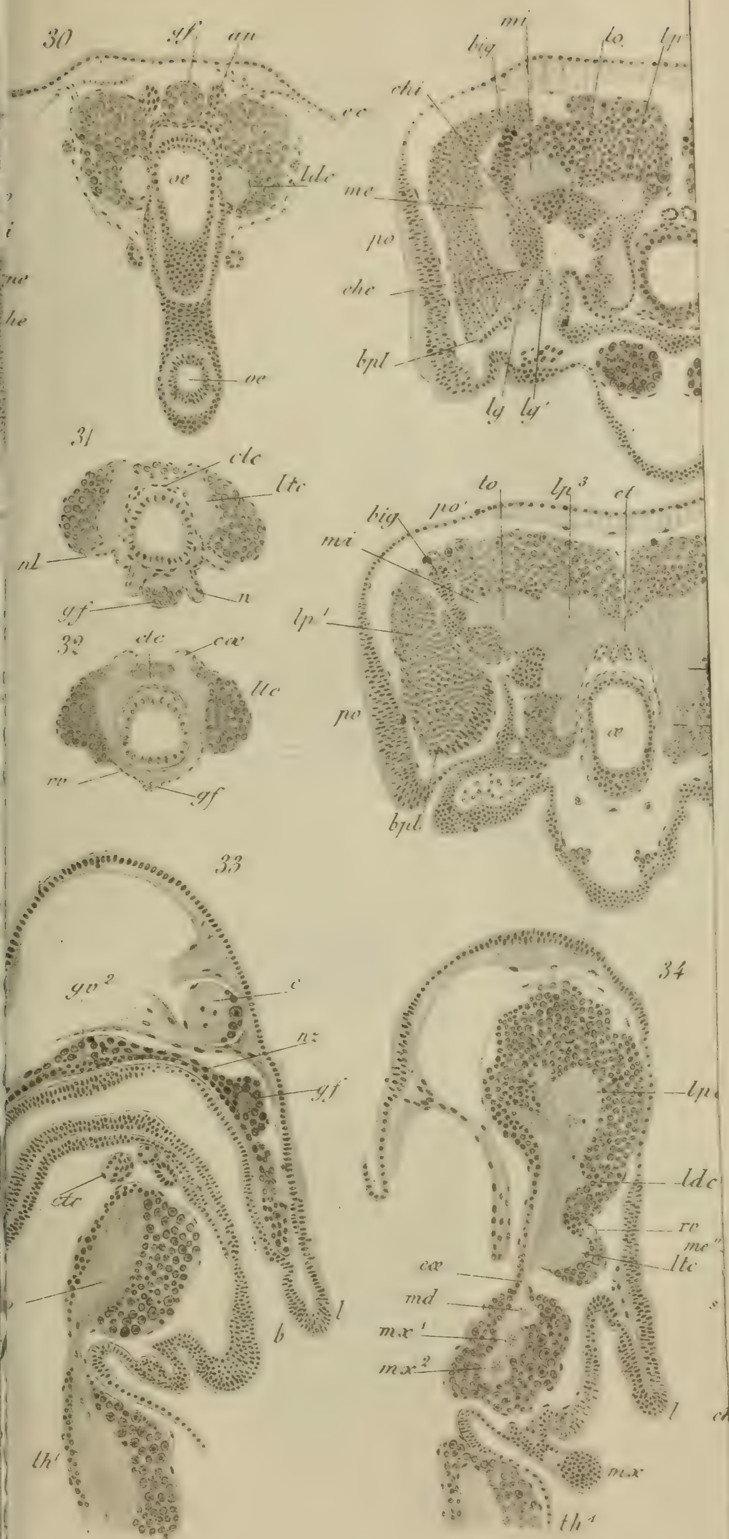






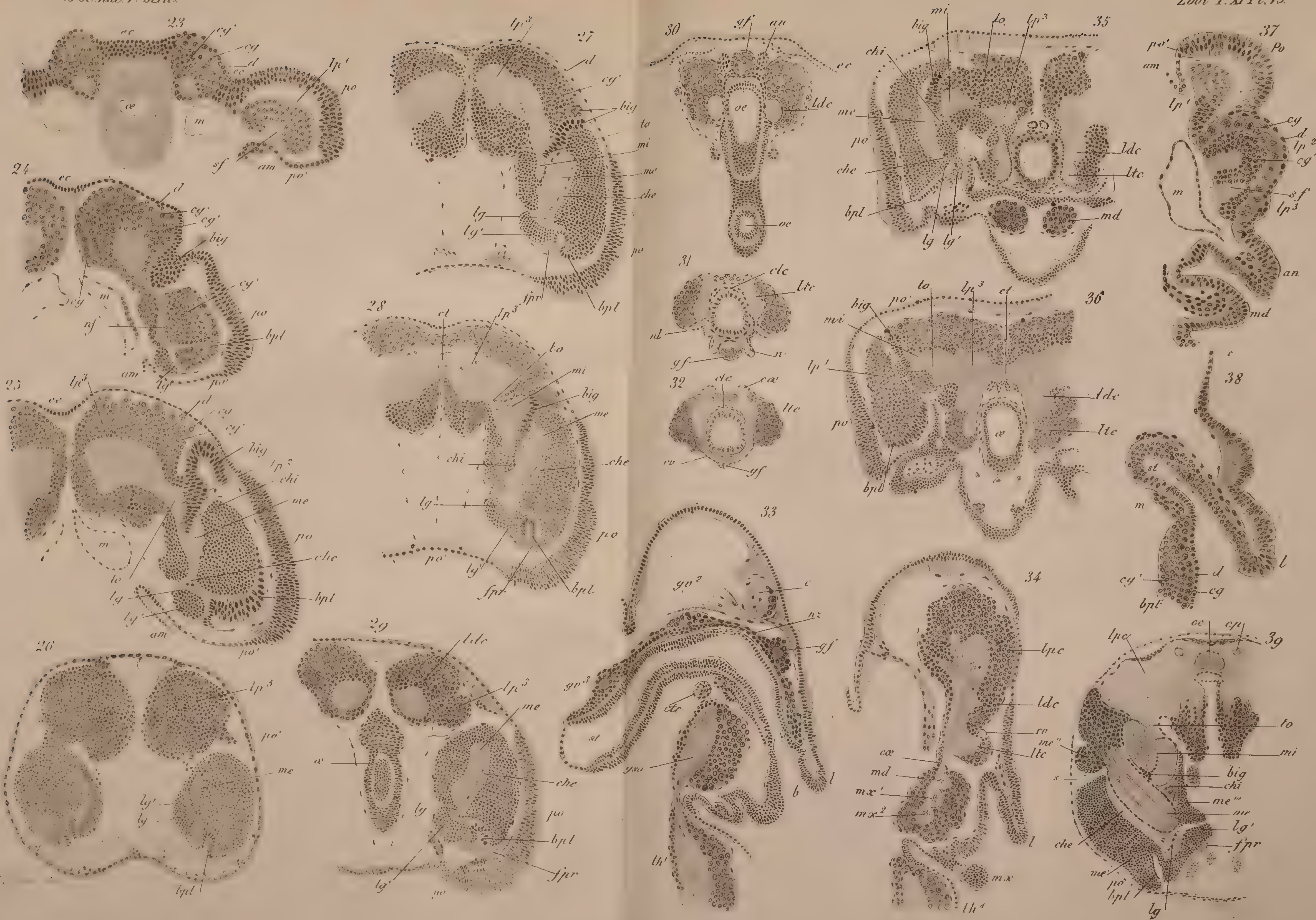
Développement embr

Imp. Lemer



aire de la Mante

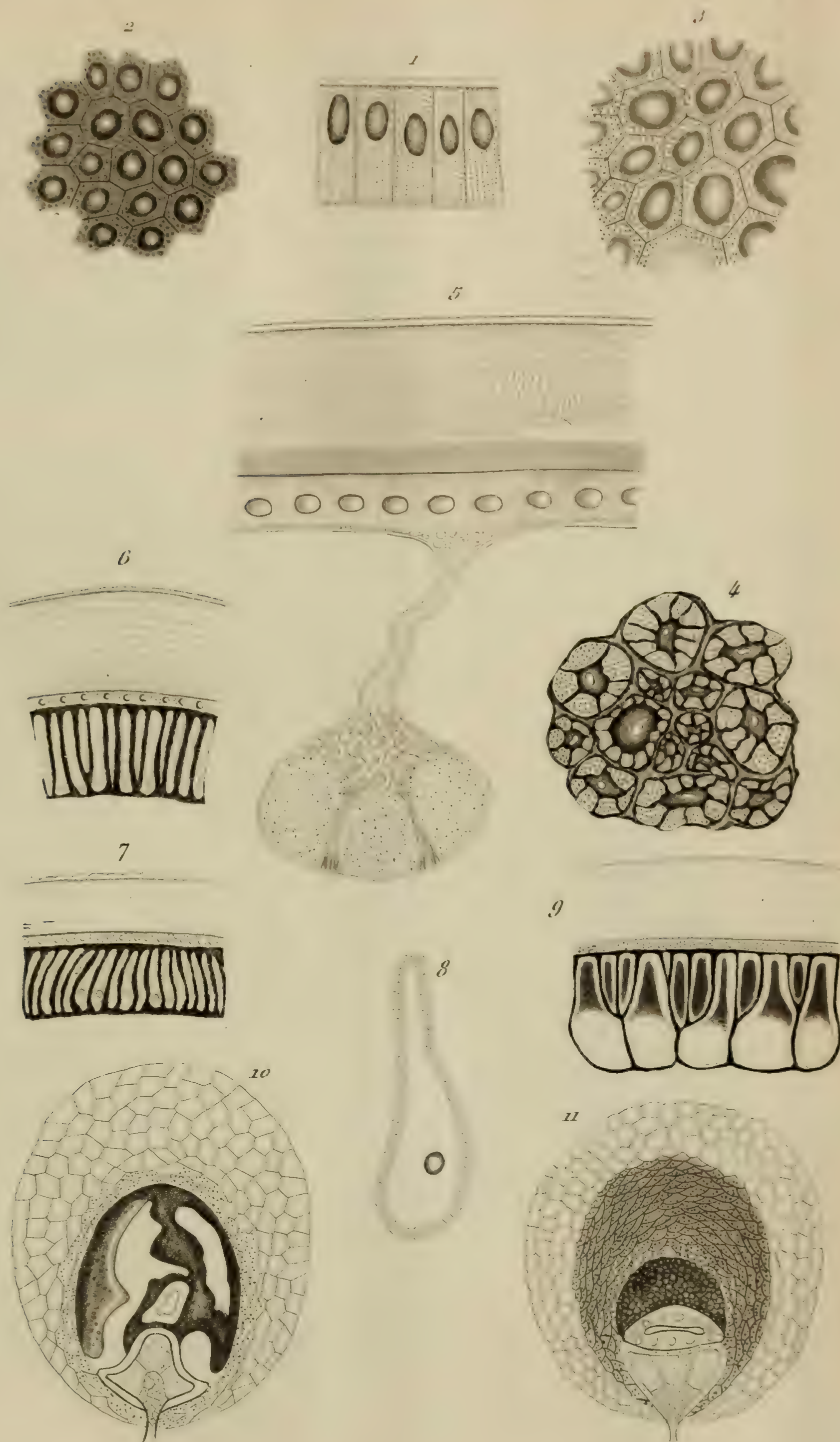
Cie Paris



Développement embryonnaire de la Mante

Nicolet lith.

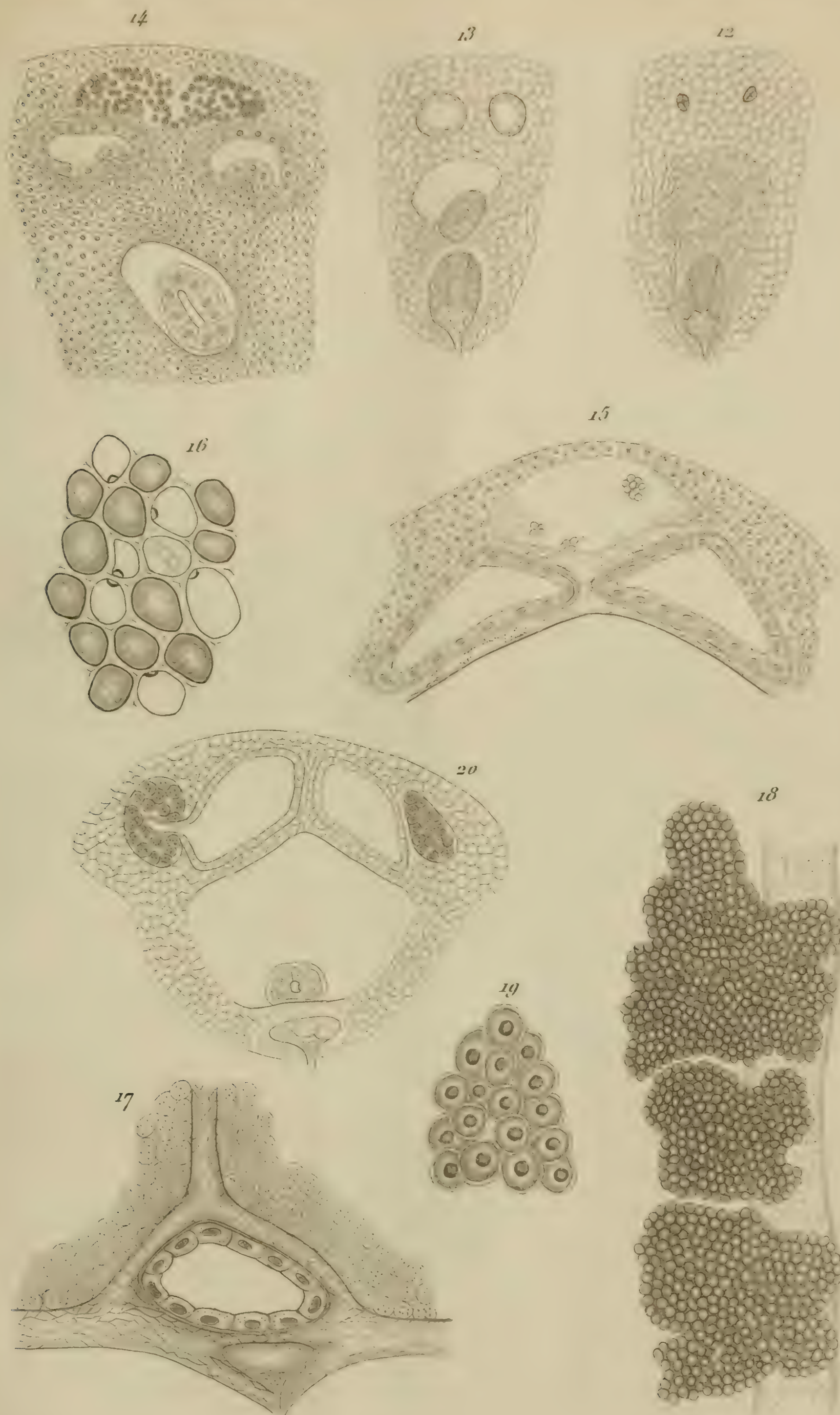
Imp. Lemercier & Cie Paris



A. Villot del.

Evolution des Gordiens.

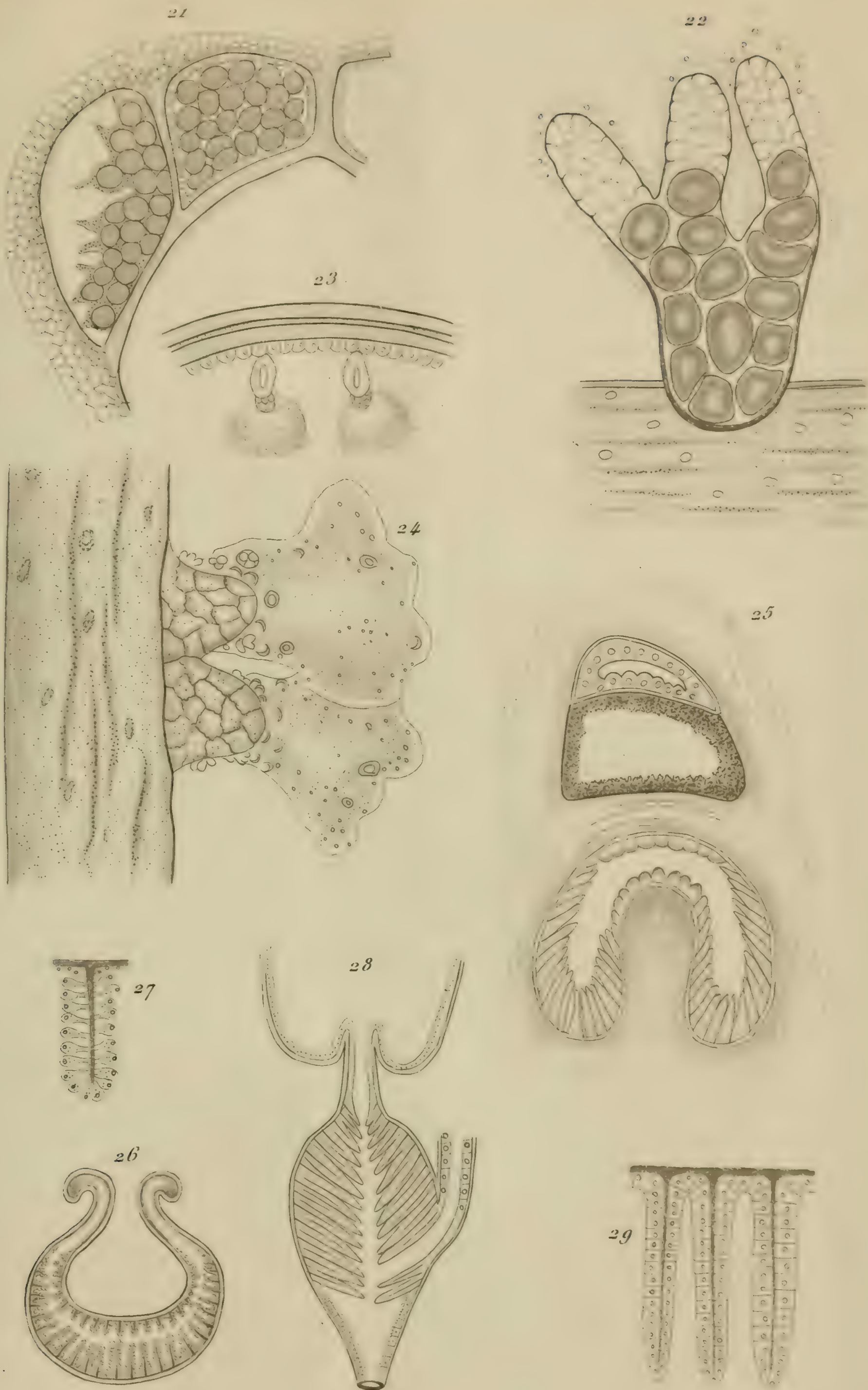
Imp. Lemercier et Cie Paris.



A. Villot del.

Evolution des Gordiens.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



A. Villot del.

Evolution des Gordiens.

Imp. Lemercier et Cie Paris.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01354 0851